

**FUNKTIONELLE ANATOMIE DER HALSWIRBELSÄULE VON
TANYSTROPHEUS LONGOBARDICUS (BASSANI) AUS DER
TRIAS (ANIS/LADIN) DES MONTE SAN GIORGIO (TESSIN)
AUF DER BASIS VERGLEICHEND MORPHOLOGISCHER
UNTERSUCHUNGEN AN DER HALSMUSKULATUR REZENTER
ECHSEN**

INAUGURAL-DISSERTATION

**zur
Erlangung der philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT II
der
UNIVERSITÄT ZÜRICH**

**von
KARL TSCHANZ
von Röthenbach/BE**

**Begutachtet von den Herren
Prof. Dr. H. Rieber
PD Dr. O. Rieppel**

Zürich 1986

ADAG Administration & Druck AG

FUNKTIONELLE ANATOMIE DER HALSWIRBELSÄULE VON
TANYSTROPHEUS LONGOBARDICUS (BASSANI) AUS DER
TRIAS (ANIS/LADIN) DES MONTE SAN GIORGIO (TESSIN)
AUF DER BASIS VERGLEICHEND MORPHOLOGISCHER
UNTERSUCHUNGEN AN DER HALSMUSKULATUR REZENTER
ECHSEN

INAUGURAL-DISSERTATION

zur
Erlangung der philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT II
der
UNIVERSITÄT ZÜRICH

von
KARL TSCHANZ
von Röthenbach/BE

Begutachtet von den Herren
Prof. Dr. H. Rieber
PD Dr. O. Rieppel

Zürich 1986

ADAG Administration & Druck AG



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Inhaltsverzeichnis

A. Einleitung	3
B. Material und Methoden	5
C. Beschreibung der Halsmuskulatur rezenter Echsen	8
1. Epaxiale Muskulatur	8
1.1. Iliocostalis System	8
1.2. Longissimus System	12
1.3. Transversospinalis System	18
1.4. Occipitale Muskulatur	24
2. Hypaxiale Muskulatur	28
2.1. Subvertebrale Muskulatur	28
2.2. Intercostale Muskulatur	30
D. Struktur der Knochen und Ansatzstellen der Muskulatur	36
1. Hinterhaupt	36
2. Halswirbel	42
E. Funktion der Halsmuskulatur	51
F. Diskussion der Resultate	54
G. Bau der Halswirbel von <i>Tanystropheus longobardicus</i>	
(BASSANI)	59
1. Atlas	59
2. Halswirbel II - XII	59
2.1. Ventralkante	59
2.2. Lateroventralkante	60
2.3. Zygapophysen	61
2.4. Laterodorsalkante	61
2.5. Neuralfortsätze	62
3. Halsrippen	63
4. Thorakalwirbel	64

H. Funktion der Halswirbelsäule bei <i>Tanystropheus</i>	65
1. Bewegungsmöglichkeiten zwischen einzelnen Halswirbeln	65
2. Zygapophysen	65
3. Halsrippen	70
4. Neuralfortsätze	74
I. Ökologische Betrachtungen	76
1. Terrestrische Lebensweise	76
2. Aquatische Lebensweise	77
K. Diskussion	82
L. Schlussfolgerungen	86
M. Allometrisches Wachstum der Halswirbelsäule von <i>Tanystropheus longobardicus</i> (BASSANI)	88
Vergleich mit <i>Macrocnemus bassanii</i> NOPCSA	93
N. Zusammenfassung / Abstract	101
O. Literatur	103
P. Bildtafeln	109

A. Einleitung

Die Rumpfmuskulatur rezenter Echsen wurde von mehreren Autoren näher untersucht (MIVART 1867, 1870, NISHI 1916, VALLOIS 1922, BYERLY 1925, OLSON 1936), wobei neben den rein morphologischen auch die funktionellen Aspekte interessierten. Einerseits studierte man die Organisation der Rumpfmuskulatur im Hinblick auf deren Funktion bei der Atmung (DOMBROWSKY 1930 a,b, SMIRNOWSKY 1930), andererseits deren Differenzierung im Zusammenhang mit der Beweglichkeit des Schädels (EVANS 1939, OELRICH 1956). Der Aufbau der Rumpfmuskulatur bei Schlangen und sekundär beinlosen Echsen war ebenfalls Gegenstand verschiedener funktioneller Untersuchungen, speziell in Bezug zum spezifischen Lokomotionstyp dieser Reptilien (AUFFENBERG 1961, 1962, GASC 1967, 1971). Die Morphologie und Funktion der Muskulatur im Bereich der Halswirbelsäule wurde hingegen nur von wenigen Autoren (NISHI 1916, VALLOIS 1922) eingehender betrachtet. Wenn dies geschah, dann meist im Rahmen vergleichend anatomischer Untersuchungen innerhalb der Wirbeltiere insgesamt. Eine Rekonstruktion der Halsmuskulatur fossiler Reptilien, basierend auf vergleichenden Untersuchungen rezenter Formen, wurde nur von wenigen Autoren durchgeführt (OLSON 1936, EVANS 1939).

Angesichts der relativ spärlichen Untersuchungen der Halsmuskulatur bei Reptilien war es ein Ziel dieser Dissertation, die Organisation der Halsmuskulatur rezenter Echsen eingehend zu beschreiben und die Differenzen zwischen den verschiedenen Gruppen zu erarbeiten, um ein allgemein gültiges Schema der Halsmuskulatur rezenter Echsen abzuleiten. Im weiteren sollte die Halsmuskulatur unter dem Gesichtspunkt der Verlängerung der Halswirbelsäule betrachtet werden.

In einem zweiten Teil der Arbeit sollten die aus der Untersuchung der Halsmuskulatur rezenter Echsen gewonnenen Erkenntnisse auf das fossile Reptil *Tanystropheus longobardicus* (BASSANI) übertragen werden. Der aus der Grenzbitumenzone (Anis/Ladin) stammende *Tanystropheus longobardicus* zeigt

eine extrem verlängerte Halswirbelsäule, deren funktionelle Interpretation einige Schwierigkeiten bereitet. Die Erstbeschreibung dieser Funde erfolgte durch PEYER (1931). WILD (1973) legte eine ausführliche Neubeschreibung der Funde vor und versuchte, die Halswirbelsäule funktionell zu interpretieren. Die Funktion der Halswirbelsäule sollte, unter dem Aspekt der Organisation der Halsmuskulatur rezenter Echsen, nochmals eingehend analysiert werden. In der Diskussion um die Lebensweise von *Tanystropheus longobardicus* liefert die funktionelle Interpretation der Halswirbelsäule wichtige Kriterien zu deren Beurteilung.

Verdankungen

Die Bearbeitung der reichen Wirbeltierfauna der Trias des Monte San Giorgio ist das Hauptarbeitsgebiet des Paläontologischen Instituts und Museums der Universität Zürich. Für die Unterstützung der Dissertation über die funktionelle Anatomie der Halswirbelsäule bei *Tanystropheus*, die ich im Jahre 1981 in Angriff nehmen konnte, sowie für die Anstellung als Assistent am Paläontologischen Institut möchte ich Herrn Prof.Dr.H.Rieber meinen herzlichsten Dank aussprechen. Ferner danke ich Herrn PD.Dr.O.Rieppel für seine Betreuung, die anregenden Diskussionen und die kritische Durchsicht des Manuskriptes. Herrn H.Lanz danke ich für die photographische Reproduktion der Abbildungen. Herrn dipl.zool. H.Billing, der mir bei der Beschaffung der zur Sektion benötigten Reptilien behilflich war, bin ich ebenfalls sehr dankbar. Zu Vergleichszwecken konnte ich die im Museum für Naturkunde in Stuttgart aufbewahrten Funde von *Tanystropheus* studieren. Dafür bedanke ich mich sehr herzlich bei Herrn Dr. R.Wild.

B. Material und Methoden

Der Aufbau der Muskulatur im Hals- und Rumpfbereich wurde bei Vertretern verschiedener Familien rezenter Echsen untersucht (Tab. 1). Die formolfixierten, in Phenoxetol konservierten Echsen wurden unter dem Binokular gehäutet und die Muskulatur der einen Halsseite Lage für Lage abgetragen. Der Verlauf der Muskelbündel sowie deren Insertions- und Ursprungsstellen an den Wirbeln wurden zeichnerisch festgehalten. Zur Überprüfung der Resultate wurde anschliessend die zweite Halsseite desselben Individuums ebenfalls seziert. Die Wirbelsäule und der Schädel wurden in Javelwasser (Natriumhypochloritlösung) mazeriert, getrocknet und massstabsgetreu, mit Hilfe eines Zeichenspiegels, gezeichnet. Die Muskelbündel wurden danach auf die schematisierten Wirbelzeichnungen projiziert. Die bei *Iguana* abgeleiteten Ergebnisse dienten beim Vergleich mit den anderen untersuchten rezenten Echsen als Standard. Die Halswirbel von *Tanytropheus longobardicus* (BASSANI) wurden in erster Linie mit denjenigen von *Iguana* und *Varanus* morphologisch verglichen. Aus der Morphologie der Halswirbel wurde auf die Anordnung sowie die Stärke der Halsmuskulatur geschlossen.

Tab.1: Liste der seziierten Arten

Iguanidae	<i>Iguana iguana</i> LINNÉ
	<i>Ctenosaura pectinata</i> (WIEGMANN)
	<i>Enyalius</i> sp.
Varanidae	<i>Varanus griseus</i> (DAUDIN)
Lacertidae	<i>Lacerta lepida</i> DAUDIN
Teiidae	<i>Ameiva ameiva</i> (LINNÉ)
Scincidae	<i>Tiliqua scincoides</i> (SHAW)
Agamidae	<i>Uromastix hardwicki</i> GRAY

Die mit Hilfe von Winkelschablonen durchgeführten Messungen an den Gelenkflächen der Halswirbelzygapophysen von *Varanus salvator* (LAURENTI) haben eine Genauigkeit von ca. 5 Grad. Die Maximallängen der vermessenen Halswirbel liegt zwischen 28 und 39 mm.

Für die Funktionsanalyse der Halswirbelsäule von *Tanystropheus* wurden die vollständigsten Skelette von *Tanystropheus longobardicus* (BASSANI) vermessen und analysiert. Die Fossilien sind im Paläontologischen Institut der Universität Zürich (PIMUZ) aufbewahrt (Tab. 2).

Tab. 2: Liste der untersuchten Exemplare von *Tanystropheus*.

Tanystropheus longobardicus (BASSANI)

Inventarnummer	Fundort	Fundschicht	Aufbewahrungsort
T 2791 (Expl. a)	Val Porina	Grenzbitumenzone	PIMUZ
T 2482 (Expl. d)	Val Porina	Grenzbitumenzone	PIMUZ
T 2795 (Expl. e)	Valle Stelle	Grenzbitumenzone	PIMUZ
T 2485 (Expl. h)	Val Porina	Grenzbitumenzone	PIMUZ
T 2787 (Expl. i)	Val Porina	Grenzbitumenzone	PIMUZ
T 2817 (Expl. k)	Val Porina	Grenzbitumenzone	PIMUZ
T 2818 (Expl. m)	Valle Stelle	Grenzbitumenzone	PIMUZ
T 2819 (Expl. q)	P 902	Grenzbitumenzone	PIMUZ
T 1277 (Expl. w)	P 902	Grenzbitumenzone (142)	PIMUZ

Tanystropheus conspicuus MEYER

17440	Neidenfels	ob. Muschelkalk	MNS
9863	Crailsheim	ob. Muschelkalk	MNS
8728	Crailsheim	ob. Muschelkalk	MNS

Tanystropheus meridensis WILD

T 3901	Alla Cascina	unt. Meridekalke	PIMUZ
--------	--------------	------------------	-------

Die kleinen Individuen wurden mit der Schubleere vermessen, die grossen Exemplare mit dem Masstab. Durch die Analyse körperlich erhaltener Halswirbel wurden die Resultate ergänzt. In die Untersuchung konnten Exemplare aus dem Museum für Naturkunde in Stuttgart (MNS) miteinbezogen werden.

Um das ontogenetische Wachstum der Halswirbelsäule von *Tanystropheus longobardicus* (BASSANI) in Relation zu jenem von *Macrocnemus bassanii* NOPSCA setzen zu können, wurden mehrere fast vollständig erhaltene Exemplare von *Macrocnemus bassanii* (aufbewahrt im Paläontologischen Institut der Universität Zürich) vermessen. Bei einem Exemplar (BESANO II; PEYER 1937) konnte nur der Gipsabguss des Mailänder Originals vermessen werden. Vier der untersuchten Exemplare stammen aus der Grenzbitumenzone und eines aus den unteren Meridekalken des Monte San Giorgio (Tab. 3). Ein Exemplar (T/2472; KUHN-SCHNYDER 1962) ist nur teilweise und eines (Expl. Cava Tre Fontane; ohne Nummer) gar nicht beschrieben.

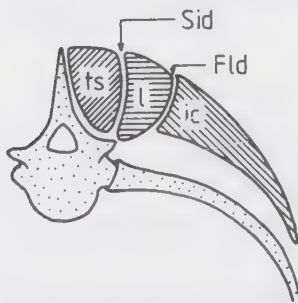
Tab. 3: Liste der untersuchten Exemplare von *Macrocnemus bassanii* NOPSCA.

Inventarnummer	Fundort	Fundschicht
T 2472	Cava Tre Fontane	Grenzbitumenzone
T 2476	Besano (Abguss)	Grenzbitumenzone
T 2815	Val Porina	Grenzbitumenzone (135)
ohne Nr.	Cava Tre Fontane	Grenzbitumenzone
ohne Nr.	Alla Cascina	unt. Meridekalke

C. Beschreibung der Halsmuskulatur rezenter Echsen

1. Epaxiale Muskulatur

Im Rumpf- und Halsbereich kann eine Unterteilung der epaxialen Muskulatur in drei, parallel zur Wirbelsäule verlaufende Muskelsysteme vorgenommen werden (NISHI 1916, VALLOIS 1922, OLSON 1936, GASC 1969, GUIBÉ 1970) (Fig. 1). Im vordersten Bereich der Halswirbelsäule erfolgt eine vielfältige Differenzierung der im Rumpfbereich einheitlich gebauten Längsmuskelzüge und oftmals eine ausgeprägte Verschmelzung einzelner Muskelbündel. Die drei Muskelsysteme sind durch Bindegewebefascien voneinander getrennt, des öfters sind jedoch Sehnenverbindungen zwischen einzelnen Muskelbündeln ausgebildet.



Sid	Septum intermusculare dorsi
Fld	Fascia lumbo-dorsalis
ts	Transversospinalis System
l	Longissimus System
ic	Iliocostalis System

Fig. 1: Schematischer Querschnitt durch die epaxiale Muskulatur (nach Gasc 1981)

1.1. Iliocostalis System (GASC 1969)

= Sacro-spinale Muskulatur (NISHI 1916)

Iguana iguana : Die Muskelbündel des Iliocostalis Systems bilden den lateralen Längszug der epaxialen Muskulatur. Der Übergang vom Rumpf- in den Halsbereich erfolgt kontinuierlich, so dass die Abgrenzung spezieller Muskelbündel im Hals- bereich nur aufgrund der unterschiedlichen Insertionsstellen möglich ist.

M.iliocostalis dorsi (NISHI 1916, OLSON 1936, GASC 1981) (Fig. 2)

= Sacro-lumbalis (MIVART 1867)

Dieser oberflächlich einheitlich aussehende Muskel kann in einzelne Muskelbündel zerlegt werden. Infolge der im tiefen Teil des Muskels quer zu den Fasern verlaufenden Sehnenplatten zeigt der Muskel in Ventralansicht ein segmentales Muster.

Ursprung: Die einzelnen Muskelbündel nehmen ihren Ursprung an kurzen Sehnen, lateralen Abzweigungen der oberflächlichen Longissimussehne, sowie an der den M.longissimus umhüllenden Fascia lumbo-dorsalis.

Insertion: Die Insertion der Muskelbündel erfolgt an quer zum Muskel verlaufenden Sehnenplatten, die ihrerseits an den dorsalen Kanten der Rippen inserieren.

Die einzelnen Muskelbündel überspringen in der Regel zwei Segmente und überdecken sich dachziegelartig. Ventral erfolgt meist eine starke Verschmelzung mit Muskelbündeln der darunterliegenden hypaxialen Muskulatur.

M.iliocostalis cervico-capitis (NISHI 1916, OLSON 1936) (Fig. 3)

= Cervicalis ascendens (MIVART 1867)

Dieser Muskelkomplex repräsentiert die anteriore Fortsetzung des M.ilio-costalis dorsi im Halsbereich. Anhand der Insertionsstellen lassen sich zwei bis fünf Muskelbündel unterscheiden (NISHI 1916, OLSON 1936).

M.iliocostalis cervicis (NISHI 1916, OLSON 1936) (Fig. 3)

= Cervicalis ascendens sensu stricto (NISHI 1916)

Dieser Muskel kann im günstigsten Fall in vier einzelne Muskelbündel mit unterschiedlichen Insertionsstellen aufgetrennt werden. Meist ist jedoch eine weitgehende Verschmelzung der Muskelbündel zu beobachten, so dass eine Auftrennung nur an den eigentlichen Insertionsstellen des Muskels durchgeführt werden kann.

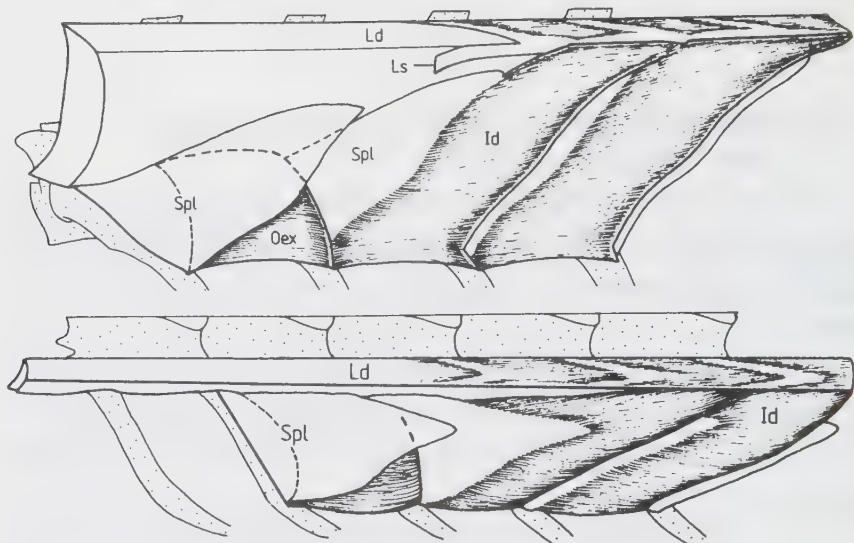


Fig. 2 : *Iguana iguana* : M.iliocostalis dorsi von lateral und dorsal

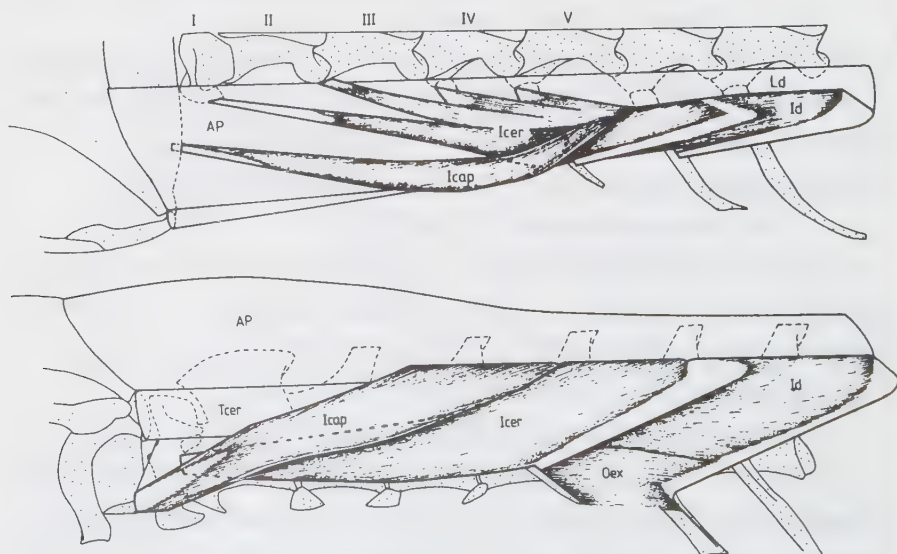


Fig. 3 : *Iguana iguana* : M.iliocostalis cervico-capitis von lateral und dorsal

- | | | | | | |
|------|--|------|--------------------------|----|---------------------|
| Icap | M.iliocostalis capitis | Icer | M.iliocostalis cervicis | Id | Iliocostalis dorsi |
| AP | M.articulo-parietalis | Tcer | M.transversalis cervicis | Ld | M.longissimus dorsi |
| Ls | Ursprungsehne des M.iliocostalis lateral des M.longissimus | Oex | M.obliquus externus | | |
| Spl | Sehnenplatte des M.iliocostalis dorsi (Insertionssehnenplatte) | | | | |

Ursprung: Die Muskelbündel nehmen ihren Ursprung, gleich wie die Muskelbündel des *M.iliocostalis dorsi*, an kurzen Sehnen, die lateral dem *M.longissimus* entspringen sowie an der Fascia lumbodorsalis.

Insertion: Die Muskelfasern ziehen cranio-ventral unter den *M.longissimus cervico-capitis*. Das vorderste Muskelbündel inseriert an einem kräftigen, lateralen Fortsatz des Atlasbogens. Die weiteren Muskelbündel inserieren am Processus transversus des 3.Halswirbels sowie an den Rippen der Halswirbel 4 und 5.

M.iliocostalis capitis (NISHI 1916, OLSON 1936) (Fig. 3)

Dieses vorderste Muskelbündel des Iliocostalis Komplexes kann immer eindeutig abgegrenzt werden.

Ursprung: Das Muskelbündel nimmt seinen Ursprung an einer kurzen Sehne des *M.longissimus* auf Höhe des 4.Halswirbels.

Insertion: Die Insertion erfolgt über eine kräftige Sehne an der lateralen Kante des Sphenoccipitaltuberkels des Basioccipitale, zusammen mit dem *M.longissimus capitis*.

Vergleich mit anderen Reptilgruppen

Varanus : Der Iliocostalis Komplex ist bei *Varanus* im Vergleich mit *Iguana* etwas unterschiedlich gebaut. Die einzelnen Muskelbündel ziehen mehr nach lateral und liegen deshalb nicht dachziegelartig übereinander sondern nebeneinander (Fig.4). Damit verschieben sich auch die Insertionsstellen an den Rippen und zwar etwas weiter nach distal. Die Insertionen erfolgen alternierend zu den Ursprungssehnen des *M.obliquus externus* (NISHI 1916).

Im Bereich der Halswirbelsäule zeigen sich weitgehende Übereinstimmungen in der Ausbildung des *M.iliocostalis cervico-capitis* im Vergleich mit *Iguana*.

Der Aufbau des gesamten Iliocostalis Komplexes der anderen untersuchten Reptilgruppen (*Ameiva*, *Lacerta*, *Uromastix*, *Tiliqua*) ist nur in geringer Weise von der Ausbildung bei *Iguana* abweichend. Es konnten einzig Unterschiede im Grad der Verschmelzung einzelner Muskelbündel festgestellt werden.

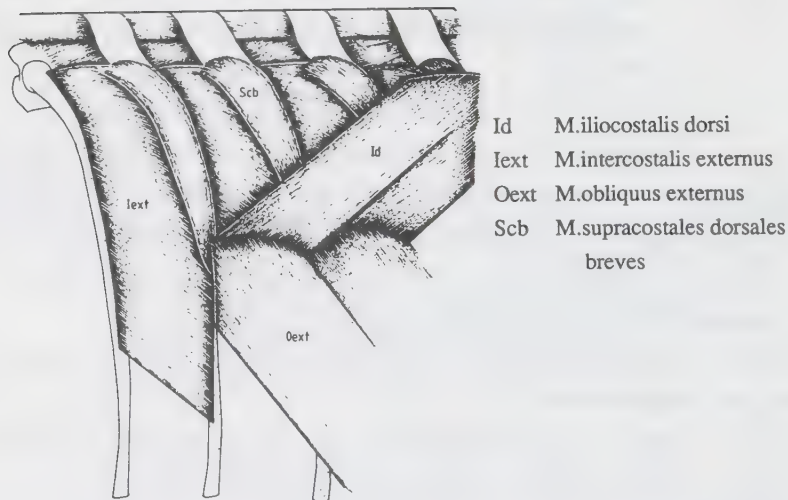


Fig. 4 : *Varanus griseus* : Laterale Ansicht der Rumpfmuskulatur

Sphenodon : Der M.iliocostalis ist stärker metamerisiert. Im Bereich der Halswirbelsäule kann der spezifische M.iliocostalis cervico-capitis nicht abgegrenzt werden. Die einzelnen Muskelbündel inserieren an den für *Sphenodon* spezifischen Processus uncinati der Rippen. Ein M.iliocostalis capitis ist nicht vorhanden (NISHI 1916).

1.2. Longissimus System

Iguana iguana : Der mittlere Teil der epaxialen Längsmuskulatur wird durch das Longissimus System gebildet. Die Fascia lumbo-dorsalis bildet die laterale Abgrenzung gegen das Iliocostalis System. Medial, gegen das Transversospinalis System, erfolgt die Abgrenzung durch das kräftige Septum intermusculare dorsi. Der im mittleren Rumpfbereich einheitlich gebaute Longissimus Komplex lässt sich leicht in einheitliche, jedoch unterschiedlich inserierende Muskelbündel aufteilen. Es erfolgt ein kontinuierlicher Übergang der Muskulatur vom Rumpf- in den Halsbereich, eine Grenze kann deshalb nur willkürlich festgelegt werden.

M.longissimus dorsi (MIVART 1867, NISHI 1916, OLSON 1936) (Fig. 5)

Der M.longissimus dorsi zeigt einen sichelförmigen Querschnitt. Der Muskel lässt sich ohne weiteres in einzelne, einheitlich gebaute Muskelbündel unterteilen.

Ursprung: Die einzelnen Muskelbündel nehmen ihren Ursprung am lateralen Umfang der Präzygapophysen der Dorsalwirbel.

Insertion: Die Muskelfasern ziehen nach cranio-dorsal. Auf der Muskeleoberfläche inserieren sie an einer kräftigen Sehne, die sich weiter nach cranio-medial fortsetzt und im Septum intermuskulare dorsi inseriert. Dieses setzt seinerseits als kontinuierliches Sehnenband an allen Zygapophysen an. Eine genauere Festlegung der Insertionsstellen ist infolge der starken Verwachsungen der Faszien und Sehnenplatten nicht möglich.

Die oberflächlich ziehenden Sehnen der Muskelbündel des M.longissimus dorsi spalten je einen latero-ventral ziehenden Ast ab. Diese lateralen Äste dienen als Insertionssehnen für entsprechende Muskelbündel des M.iliocostalis dorsi (siehe auch NISHI 1916, GUIBÉ 1970). Die einzelnen Muskelbündel überspringen in der Regel vier bis fünf Wirbelsegmente.

M.longissimus cervico-capitis (NISHI 1916, OLSON 1936) (Fig. 6)

Dieser Muskelkomplex, zusammengesetzt aus mehreren Muskelbündeln, bildet die anteriore Fortsetzung des M.longissimus dorsi im Bereich der Halswirbelsäule.

dorsales Muskelbündel:	M.articulo-parietalis
laterales Muskelbündel:	M.transversalis cervicis
ventrales Muskelbündel:	M.transversalis capitis
mediales Muskelbündel:	M.longissimus cervicis

M.articulo-parietalis (NISHI 1916, OLSON 1936) (Fig. 6)

= M.longissimus capitis (EVANS 1939)

= Complexus major (MIVART 1867)

Ursprung: Das Muskelbündel nimmt seinen Ursprung an einer Sehnenplatte, die den *M.longissimus cervico-capitis* in latero-caudaler Richtung durchzieht. Diese Sehnenplatte inseriert an den Präzygapophysen der Halswirbel 4 und 5.

Insertion: Die Insertion des *M.articulo-parietalis* erfolgt grösstenteils über eine Sehnenplatte am Hinterrand des Parietale, lateral der Insertion des *M.spinalis capitis*. Mit letzterem verschmilzt ein Teil der Muskelbündel.

Nach OELRICH (1956) setzt am Hinterrand des Parietale einzig der *M.spinalis capitis* an. Es wird demzufolge kein laterales Muskelbündel als *M.articulo-parietalis* ausgeschieden. In dieser Arbeit werden jedoch nur die Insertionsverhältnisse am Schädel genauer untersucht. Aufgrund der klar unterscheidbaren Ursprungsstellen im Bereich der Halswirbelsäule ist die Auftrennung des *M.longissimus cervico-capitis* in ein mediales und ein laterales Muskelbündel und damit die Abgrenzung des *M.articulo-parietalis* als eigenständiger Muskel sinnvoll.

M.transversalis cervicis (OLSON 1936) (Fig. 6)

= *Transversalis capitis* (NISHI 1916)

= *Longissimus capitis* (pars transversalis capitis) (EVANS 1939)

= *Complexus minor* (MIVART 1867)

= *M.longissimus cervicis* (*transversalis cervicis*) (OELRICH 1956)

Dieses Muskelbündel liegt latero-ventral des *M.articulo-parietalis*.

Ursprung: Der Ursprung erfolgt an derselben Sehnenplatte des *M.longissimus cervico-capitis*, an der auch der *M.articulo-parietalis* seinen Ursprung nimmt, im Gegensatz zu diesem jedoch auf der Ventralfläche der Sehnenplatte.

Insertion: Die Insertion erfolgt am lateralen Ende des Paroccipitalfortsatzes des Exoccipitale sowie z.T. an der Ventralkante des Paroccipitalfortsatzes, ventral der Insertion des *M.obliquus capitis magnus* (siehe auch OELRICH 1956).

M.transversalis capitis (OLSON 1936) (Fig. 6)

- = M.longissimus capitis (transversalis capitis) (OELRICH 1956)
- = Transversalis cervicis (NISHI 1916)
- = Longissimus capitis (pars transversalis cervicis) (EVANS 1939)
- = Teile des Complexus minor (MIVART 1867)

Dieses Muskelbündel ist in den meisten Fällen nicht sehr kräftig. Es zieht ventral des M.transversalis cervicis nach cranial.

Ursprung: Das Muskelbündel nimmt seinen Ursprung an den Präzygapophysen der Halswirbel 3 und 4. Nach OELRICH (1956) haben die Muskelfasern ihren Ursprung an den Processus transversi der Halswirbel.

Insertion: Das Muskelbündel zieht unter den M.transversalis cervicis und inseriert, zusammen mit der Insertionssehne des M.iliocostalis capitis, an der lateralen Kante des Sphenoccipitaltuberkels des Basisoccipitale.

M.longissimus cervicis (OLSON 1936) (Fig. 6)

NISHI (1916) beschreibt dieses Muskelbündel als den an den Halswirbeln ansetzenden Anteil des Transversalis cervicis. EVANS (1939) verfährt in derselben Weise und fügt dieses Muskelbündel dem Pars transversalis capitis an.

Ursprung: Dieses Muskelbündel nimmt seinen Ursprung an den Präzygapophysen der Halswirbel 4 bis 6.

Insertion: Die Insertion erfolgt über eine kräftige Sehne am lateralen Fortsatz des Atlasbogens zusammen mit dem vordersten Muskelbündel des M.iliocostalis cervicis. Mit letzterem ist der M.longissimus cervicis teilweise eng verwachsen.

Die Abgrenzung der vier unterschiedenen Muskelbündel des M.longissimus cervico-capitis ist im Bereich ihrer Ursprungsstellen nicht immer leicht durchzuführen, da die einzelnen Muskelbündel teilweise untereinander verwachsen sein können.

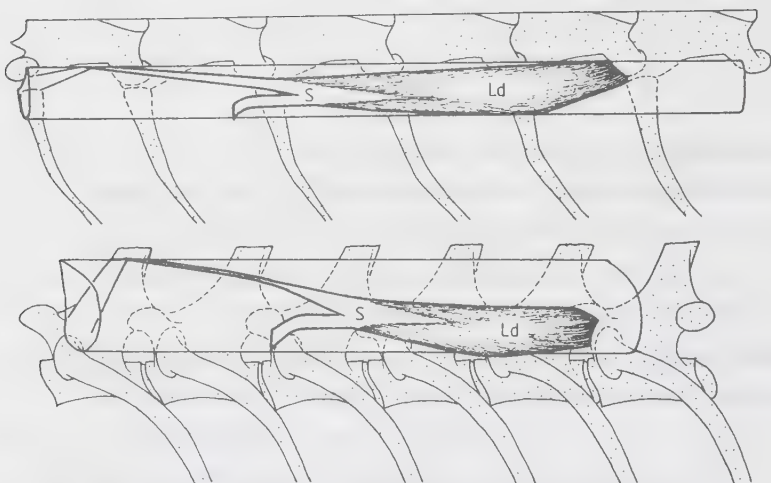


Fig. 5 : *Iguana iguana* : M.longissimus dorsi von dorsal und lateral

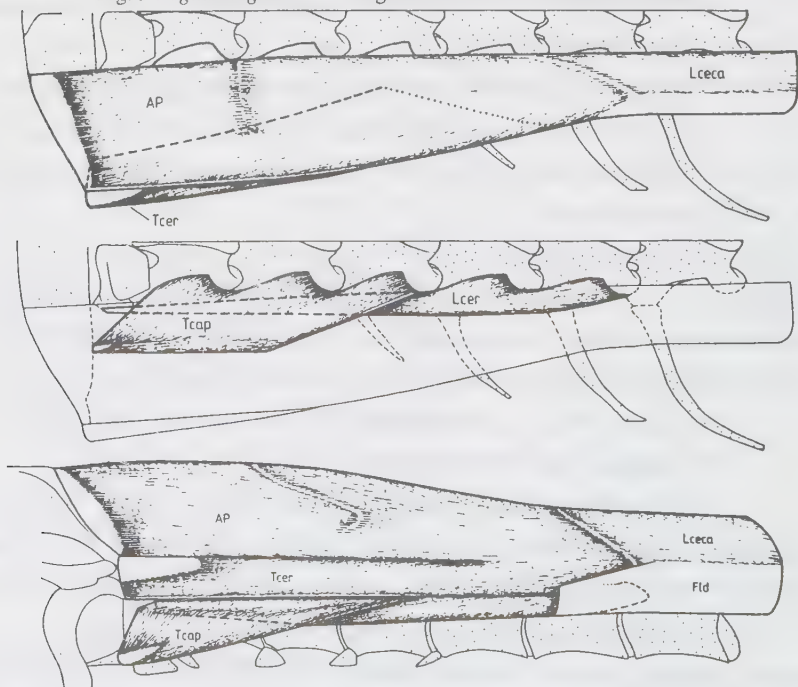


Fig. 6 : *Iguana iguana* : M.longissimus Komplex im Halsbereich, von dorsal und lateral

AP M.articulo-parietalis Lceca M.longissimus cervico-capitis Ld M.longissimus dorsi
 Lcer M.longissimus cervicis Tcap M.transversalis capitis Tcer M.transversalis cervicis
 S Insertionssehne für M.iliocostalis dorsi Fld Fascia lumbo-dorsalis

Vergleich mit anderen Reptilgruppen

Der Longissimus Komplex ist bei *Varanus* im wesentlichen gleich aufgebaut wie bei *Iguana*. Einzig der Bau des M.articulo-parietalis ist abweichend. Dieser Muskel lässt sich in zwei Portionen aufteilen. Diese zwei Muskelbündel wurden von NISHI (1916) als Complexus major (lateral) einerseits und Biventer cervicis (medial) andererseits beschrieben. Der Biventer cervicis ist eng mit dem M.spinalis capitis verwachsen (Fig 7).

Die oberflächlich liegenden Sehnen des M.longissimus sind im Bereich der Halswirbelsäule ebenfalls in zwei Äste aufgespalten. Die lateral abzweigenden Sehnenäste dienen als Ursprungssehnen für die Muskelbündel des M.iliocostalis cervico-capitis während die dorsalen Sehnenäste neu als Ursprungssehnen des Biventer cervicis bezeichnet werden können (Fig. 7).

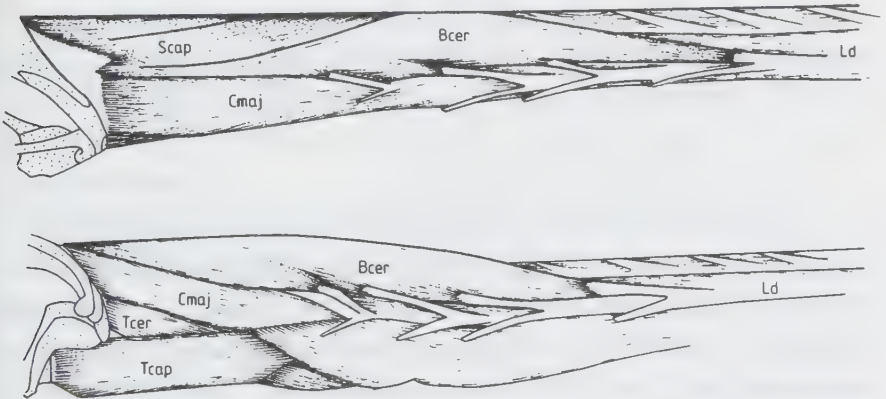


Fig. 7 : *Varanus griseus* : M.longissimus cervico-capitis von dorsal und lateral

Bcer	Biventer cervicis	Cmaj	Complexus major	Tcap	M.transversalis capitis
Tcer	M.transversalis cervicis	Ld	M.longissimus dorsi	Scap	M.spinalis capitis

Tiliqua : Der Longissimus Komplex ist im Bereich der Halswirbelsäule eng mit dem Transversospinalis Komplex verwachsen. Der M.transversalis capitis ist sehr kräftig.

Ameiva : Der M.articulo-parietalis kann, gleich wie bei *Varanus*, in zwei Portionen unterteilt werden. Auch in Bezug auf die Ursprungssehnen des medialen Anteiles (Biventer cervicis) sind die Verhältnisse gleich.

Lacerta : Der Longissimus Komplex ist gleich gebaut wie derjenige von *Iguana* .

Sphenodon : NISHI (1916) beschreibt bei *Sphenodon* eine scheinbare Segmentierung des M.longissimus dorsi, die sich jedoch bei der Sektion nicht nachweisen lässt. Der M.longissimus cervico-capitis kann in ein kräftiges Haupt- und ein schwaches Nebenbündel unterteilt werden. Das Nebenbündel mit Insertion am Sphenoccipitaltuberkel entspräche in seinem Verlauf dem M.transversalis capitis. Das Hauptbündel würde dann den restlichen, nicht auftrennbaren Muskelbündeln des M.longissimus cervico-capitis entsprechen.

Der von BYERLY (1925) beschriebene Aufbau des M.longissimus ist nicht ohne weiteres mit der von NISHI (1916) beschriebenen Organisation des Muskels zur Deckung zu bringen. Es scheint so, dass bei BYERLY einige der Muskelbündel des Longissimus Systems mit solchen des Transversospinalis Systems (im Sinne von NISHI) übereinstimmen.

1.3. Transversospinalis System (GASC 1981)

= Semispinalis/spinalis Komplex (NISHI 1916)

Iguana iguana : Der Transversospinalis Komplex bildet den medialen Teil der epaxialen Längsmuskulatur. Die tiefsten Muskelbündel liegen den Neuralbögen und Neuralfortsätzen direkt auf. Die intervertebralen Muskeln sind ebenfalls dem Transversospinalis System zuzurechnen.

Im vordersten Bereich der Halswirbelsäule differenziert sich ein eigenständiges, der restlichen Transversospinalismuskulatur dorsal aufliegendes Muskelbündel, der M.spinalis capitis.

M.semispinalis dorsi (NISHI 1916, OLSON 1936) (Fig. 8)

Dieser Muskel bildet den lateralen Anteil des Transversospinalis Komplexes. Im Rumpfbereich ist der Muskel in einzelne Muskelbündel auftrennbar. Ein Muskelbündel ist aus einem sehnigen und einem fleischigen Anteil aufgebaut.

Ursprung: Die einzelnen Muskelbündel nehmen ihren Ursprung an den Postzygapophysen und den daran ansetzenden, nach lateral ausgezogenen Zygapophysenflügeln der Neuralbogen.

Insertion: Die Insertion erfolgt über kräftige Sehnen an den Hinterenden der Spitzen der Neuralfortsätze.

Ein einzelnes Muskelbündel überspringt in der Regel vier bis fünf Wirbelsegmente.

M.spinalis dorsi (NISHI 1916, OLSON 1936) (Fig. 8)

Die Muskelbündel des M.spinalis dorsi werden vom sehnigen Anteil des M.semispinalis dorsi vollständig überdeckt.

Ursprung: Die einzelnen Muskelbündel nehmen ihren Ursprung am Hinterrand der Neuralbogen, an der Basis der Neuralfortsätze.

Insertion: Die Insertion erfolgt über kurze Sehnen an den Vorderenden der Neuralfortsätze der nächst caudalen Wirbel.

Die Muskelbündel weisen unterschiedlich lange Faserbündel auf, die zwischen ein und fünf Wirbelsegmente überspringen. Insgesamt bildet der M.semispinalis dorsi zusammen mit dem M.spinalis dorsi ein Muskelsystem mit entgegengesetztem Faserverlauf.

M.semispinalis/spinalis cervico-capitis (NISHI 1916, OLSON 1936) (Fig. 9; 10)

Der M.semispinalis dorsi und der M.spinalis dorsi zeigen einen kontinuierlichen Übergang in den Halsbereich. Der fleischige Anteil des M.semispinalis cervicis wird, im Vergleich mit dem M.semispinalis dorsi, ausgedehnt und die Muskelbündel verschmelzen mit denjenigen des M.spinalis cervicis, so dass keine eindeutige Unterteilung in zwei Muskeln mehr möglich ist. Das vorderste Muskelbündel des M.spinalis cervicis nimmt seinen Ursprung am Hinterrand des Axis-Neuralbogens.

Die vorderste Insertion des M.semispinalis/spinalis cervicis erfolgt über eine kräftige Sehne an der Postzygapophyse des Atlas.

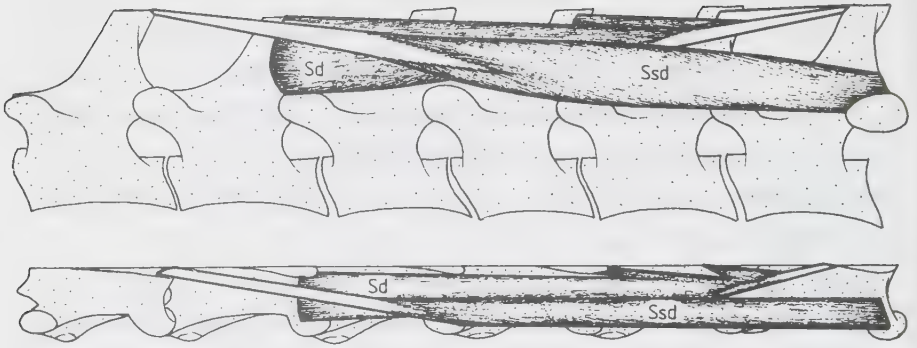


Fig. 8 : *Iguana iguana* : Transversospinalis Komplex im Rumpfbereich von lateral und dorsal

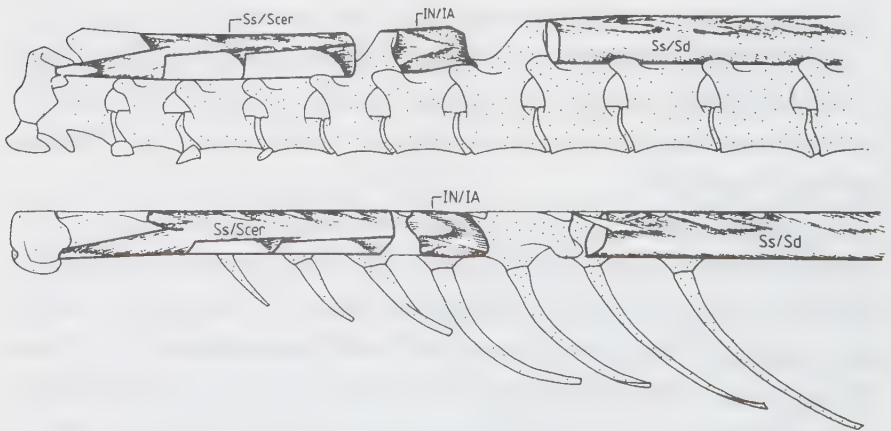


Fig. 9 : *Iguana iguana* : Transversospinalis System im Halsbereich von lateral und dorsal

Ss/Scer M.semispinalis/spinalis cervicis Ss/Sd M.Semispinalis/spinalis dorsii
 Ssd M.semispinalis dorsii Sd M.spinalis dorsii IN/IA Mm.interneurales/interarcuales

M.spinalis capitis (NISHI 1916, OLSON 1936, EVANS 1939) (Fig. 10)

= Teile des Complexus major (MIVART 1867)

= Teile des Spinalis colli (MIVART 1867)

Der *M.spinalis capitis* liegt dem *M.semispinalis/spinalis cervicis* dorsal auf. Zum Teil verwachsen die Muskeln miteinander. Der *M.spinalis capitis* kann in einen vorderen, fleischigen und einen hinteren, sehnigen Anteil gegliedert werden.

Ursprung: Der *M.spinalis capitis* nimmt seinen Ursprung über kräftige Sehnen an den Spitzen der Neuralfortsätze der zwei hintersten Halswirbel und der ersten vier Thorakalwirbel. Die Ursprungssehnen verwachsen miteinander zu einer, die tiefer liegende Halsmuskulatur überdeckenden Sehnenplatte. An dieser inserieren zum Teil von ventral Muskelfasern des *M.semispinalis/spinalis cervicis*.

Insertion: Auf der Höhe des 5.Halswirbels erfolgt der Übergang in den fleischigen Teil des Muskels. Dieser inseriert an der Hinterkante des Parietale, medial der Insertionsstelle des *M.articulo-parietalis*. Medial kann ein kleines Muskelbündel vom *M.spinalis capitis* abgetrennt werden. Es zieht nach ventral und inseriert an der middorsalen Kante des *Supraoccipitale*.

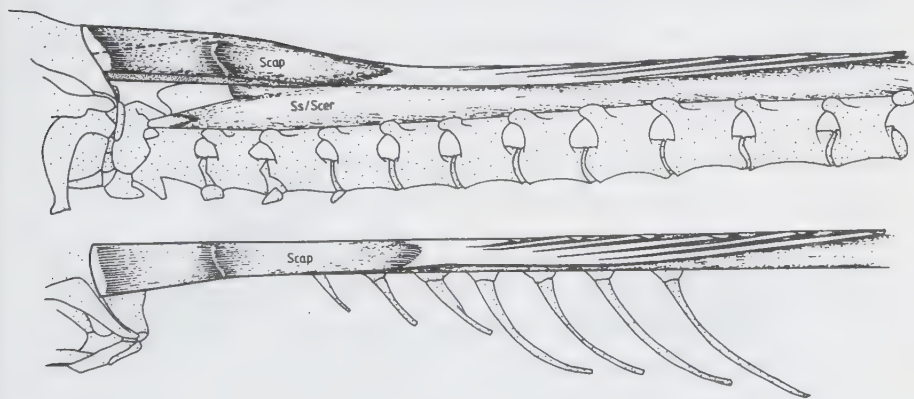


Fig. 10 : *Iguana iguana* : *M.spinalis capitis* von lateral und dorsal

Scap *M.spinalis capitis* Ss/Scer *M.semispinalis/spinalis cervicis* Ssd *M.semispinalis dorsi*

Der *M.spinalis capitis* ist lateral eng mit dem *M.articulo-parietalis* verwachsen. Bei OELRICH (1956) sind die beiden Muskeln im *M.spinalis capitis* zusammengefasst. Daraus folgt dessen ausgedehnte Insertion am gesamten Hinterrand des Parietale. Eine Auftrennung in zwei Muskelbündel ist jedoch infolge der unterschiedlichen Ursprungsstellen gerechtfertigt.

Mm.interneurales, *Mm.interarcuales* (NISHI 1916, OLSON 1936) (Fig. 11)

Diese kurzen, segmental angeordneten Muskeln erstrecken sich zwischen zwei hintereinanderliegenden Wirbeln, ventral und medial der restlichen transversospinalen Muskulatur.

Ursprung: Die Muskelbündel nehmen ihren Ursprung an den caudalen Kanten der Neuralfortsätze sowie an den zu Zygapophysenflügeln ausgezogenen Neuralbogen.

Insertion: Die Insertion erfolgt an den cranialen Kanten der Neuralfortsätze (*Mm.interneurales*), bzw. den latero-dorsalen Flächen der Neuralbogen (*Mm.interarcuales*).

Die korrespondierenden Muskelbündel der *Mm.interneurales* und *Mm.interarcuales* sind aufs engste miteinander verwachsen. Oftmals ist auch eine Verschmelzung mit den dorso-lateral liegenden Muskelbündeln des *M.spinalis* zu beobachten. Bei *Iguana* sind die *Mm.interneurales* und *Mm.interarcuales* insgesamt eher schwach ausgebildet (OLSON 1936).

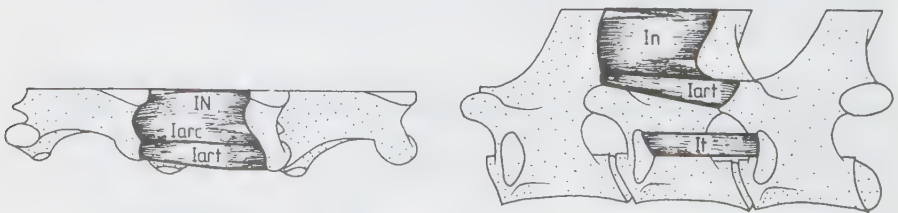


Fig. 11 : *Iguana iguana* : Kurze, segmentale Muskulatur von lateral und dorsal
Iarc *Mm.interarcuales* Iart *Mm.interarticularis* In *Mm.interneurales*
It *Mm.intertransversales*

Mm.interarticulars (NISHI 1916, OLSON 1936) (Fig. 11)

Die Mm.interarticulars liegen lateral den Mm.interarcuales an und lassen sich meist sehr gut von diesen abtrennen. Sie erstrecken sich zwischen den Zygapophysen benachbarter Wirbel.

Ursprung: Die Muskelbündel nehmen ihren Ursprung an den caudal gerichteten Flächen der Postzygapophysen.

Insertion: Die Insertion der Muskelbündel erfolgt an den cranialen Kanten der Postzygapophysen des nächstcaudalen Wirbels sowie der Präzygapophyse desselben Gelenkes, also der Präzygapophyse des übernächsten Wirbels.

Bei *Iguana* sind die Mm.interarticulars schwach ausgebildet. Die Ursprungs- und Insertionsstellen der Muskelbündel werden von OLSON (1936) leicht abweichend beschrieben. Eine unzweifelhafte Festlegung der Ansatzstellen ist fast unmöglich, da im Bereich der Zygapophysengelenke Bindegewebe und Fascien stark miteinander verwachsen sind.

Vergleich mit anderen Reptilgruppen

Varanus : Das Transversospinalis System ist bei *Varanus* grösstenteils gleich ausgebildet wie bei *Iguana*. Einzig die Ursprungsverhältnisse des M.spinalis capitis sind leicht abweichend und zwar insofern, als bei *Varanus* die Ursprungssehn an den Spitzen der Neuralfortsätze der Halswirbel zwei bis vier ansetzen (NISHI 1916: Halswirbel zwei bis fünf). Zudem besteht eine sehr enge Verwachsung des M.spinalis capitis mit dem Biventer cervicis, dem medialen Anteil des M.articuloparietalis. Die kurze, intervertebrale Muskulatur ist insgesamt etwas kräftiger ausgebildet im Vergleich mit *Iguana*.

Tiliqua : Der M.spinalis capitis ist sehr kräftig und nimmt seinen Ursprung an den Neuralfortsätzen der drei vordersten Thorakalwirbel und des hintersten Halswirbels. Die kurzen, intervertebralen Muskeln sind nur sehr schwach entwickelt.

Uromastix : Der M.spinalis capitis nimmt seinen Ursprung an den Spitzen der Neuralfortsätze der zwei hintersten Hals- und der drei vordersten Thorakalwirbel.

An den Ursprungssehnen setzen ventral kurze Sehnen des *M.semispinalis/spinalis cervicis* an (Fig. 12).

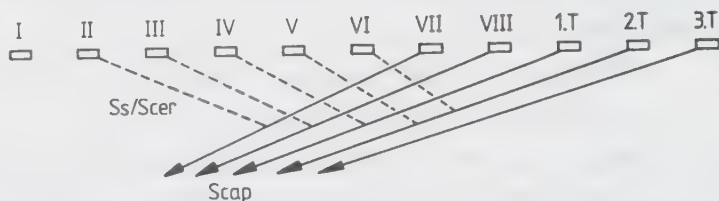


Fig. 12 : *Uromastix hardwicki* : Sehnenverlauf Transversospinalis Systems

Scap Ursprungssehnen des *M.spinalis capitis*

Ss/Scer Sehnen des *M.semispinalis/spinalis cervicis*

Ameiva : Der *M.spinalis capitis* nimmt seinen Ursprung an den Neuralfortsätzen der Halswirbel 5 bis 8 und der zwei vordersten Thorakalwirbel.

Sphenodon : Die Muskelbündel des *M.semispinalis* und *M.spinalis* sind eng miteinander verwachsen. Im Bereich der Halswirbelsäule ist eine leichte Differenzierung festzustellen, insofern als die Hauptmasse des Muskels durch den *M.spinalis* gebildet wird. Es ist auch möglich, einen mehr oder weniger eigenständigen *M.semispinalis cervicis* abzutrennen, dessen Insertion an den Postzygapophysen der zwei vordersten Halswirbel sowie dem Proatlas erfolgt.

Der *M.spinalis capitis* ist gut entwickelt. Er nimmt seinen Ursprung an den Spitzen der Neuralfortsätze der zwei hintersten Hals- und der vordersten fünf bis sechs Dorsalwirbel.

1.4. Occipitale Muskulatur

Im vordersten Bereich des Nackens, zwischen den ersten beiden Halswirbeln und dem Hinterhaupt, ist die Muskulatur der tieferen Lagen speziell differenziert. Diese spezifischen Muskeln werden im allgemeinen als occipitale Muskeln bezeichnet (NISHI 1916, OLSON 1936).

M.rectus capitis posterior (NISHI 1916, OLSON 1936, EVANS 1939, OELRICH 1956) (Fig. 13)

= Rectus capitis posticus major (MIVART 1867)

Der Muskel liegt ventral des M.spinalis capitis, direkt lateral des Ligamentum nuchae.

Ursprung: Der Muskel nimmt seinen Ursprung an der dorso-cranialen Kante des Neuralfortsatzes des Axis. Diese ist nach cranial ausgezogen und leicht nach ventral umgebogen.

Insertion: Die Insertion erfolgt auf der dorsalen Fläche des Supra-occipitale und dem medialen Teil des Paroccipitalfortsatzes des Exoccipitale.

Der M.rectus capitis posterior liess sich nicht in zwei Portionen unterteilen, wie dies von OLSON (1936) beschrieben wurde (superficialis und profundus Anteil).

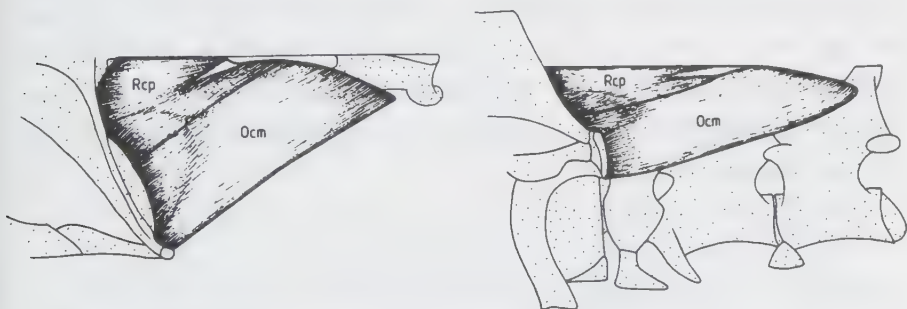


Fig. 13 : *Iguana iguana* : Occipitale Muskulatur, superficielle Lage von lateral und dorsal

Rcp M.rectus capitis posterior

Ocm M.obliquus capitis magnus

M.obliquus capitis magnus (NISHI 1916, OLSON 1936, EVANS 1939, OELRICH 1956) (Fig. 13)

Dieser Muskel liegt direkt lateral des M.rectus capitis posterior.

Ursprung: Der Muskel nimmt seinen Ursprung an der lateralen Fläche des Neuralfortsatzes des Axis und einer vom Axis ausgehenden Sehnenplatte des M.semispinalis/spinalis cervicis.

Insertion: Die Insertion erfolgt am distalen Ende des Paroccipitalfortsatzes des Exoccipitale, direkt lateral der Insertion des *M.rectus capitis posterior*.

M.obliquus capitis inferior (NISHI 1916, OLSON 1936, EVANS 1939)(Fig.14)

Dieser kleine Muskel liegt direkt ventral des *M.obliquus capitis magnus*. Mit letzterem können die Muskelbündel oftmals stark verwachsen sein, so dass eine sichere Abgrenzung schwierig wird.

Ursprung: Der Ursprung des Muskels erfolgt an der lateralen Fläche des Neuralfortsatzes des Axis, ventral des Ursprungs des *M.obliquus capitis magnus*.

Insertion: Die Insertion erfolgt auf der dorsalen Fläche des Atlasbogens, medial der Insertion des *M.longissimus cervicis*.

Von OLSON (1936) wird ebenfalls ein Muskel mit gleicher topographischer Lage beschrieben; dessen Benennung ist jedoch widersprüchlich. Der Muskel mit den oben beschriebenen Ansatzstellen wird als *M.obliquus capitis superior* bezeichnet (OLSON 1936; p.302). Als *M.obliquus capitis inferior* wird hingegen ein Muskel bezeichnet, der sich zwischen der Postzygapophyse des Atlas und dem Opisthoticum erstreckt.

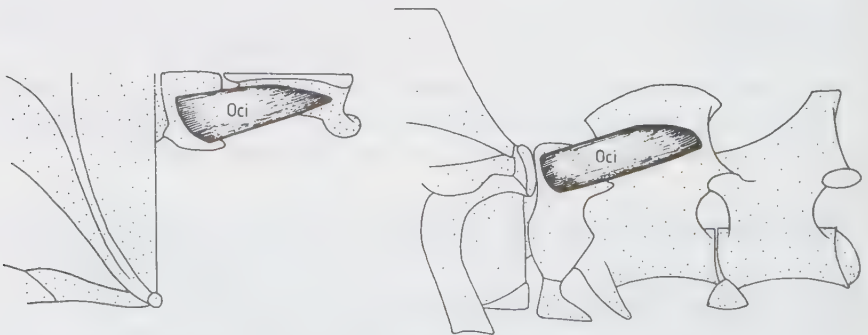


Fig. 14 : *Iguana iguana* : Occipitale Muskulatur, tiefe Lage von lateral und dorsal
Oci *M.obliquus capitis inferior*

M.obliquus capitis superior (NISHI 1916, OLSON 1936)

Ursprung: Der Muskel nimmt seinen Ursprung an der Postzygapophyse des Atlas.

Insertion: Die Insertion erfolgt am Exoccipitale, ventral der Insertion des M.obliquus capitis magnus.

Dieser Muskel konnte bei *Iguana* nicht nachgewiesen werden.

Vergleich mit anderen Reptilgruppen

Varanus : Der M.rectus capitis posterior lässt sich bei *Varanus* in zwei Portionen unterteilen: den M.rectus capitis posterior superficialis mit seiner Insertion direkt lateral der middorsalen Kante des Supraoccipitale (Crista supraoccipitalis) und den M.rectus capitis posterior profundus mit seiner Insertion an der dorso-caudalen Fläche des Paroccipitalfortsatzes des Exoccipitale. Nach NISHI (1916) ist der Rcp superficialis teilweise mit dem M.spinalis capitis verwachsen.

Der von NISHI (1916) beschriebene M.obliquus capitis superior konnte bei *Varanus griseus* nicht nachgewiesen werden.

Tiliqua : Der M.rectus capitis posterior lässt sich nicht unterteilen. Er ist weit nach latero-caudal ausgedehnt und überdeckt deshalb den medialen Anteil des M.obliquus capitis magnus.

Ameiva : Der M.rectus capitis posterior lässt sich, gleich wie bei *Varanus* , in zwei Portionen gliedern. Der profundus Anteil ist jedoch nur schwach entwickelt.

Lacerta : Eine Auftrennung des M.rectus capitis posterior in zwei Portionen ist nur bedingt möglich. Der M.obliquus capitis inferior ist kräftig und leicht abzugrenzen.

Sphenodon : Der M.rectus capitis posterior lässt sich in zwei Bündel auftrennen. Der superficialis Anteil inseriert an der Crista occipitalis externa (NISHI 1916, EVANS 1939), der profundus Anteil auf der dorsalen Fläche des Supraoccipitale.

Ein M.obliquus capitis inferior ist ausgebildet, nicht jedoch ein M.obliquus capitis superior (NISHI 1916).

2. Hypaxiale Muskulatur

Die hypaxiale Muskulatur kann in zwei Hauptgruppen gegliedert werden. Die erste Gruppe entspricht der subvertebralen Muskulatur, die zweite Gruppe der intercostalen Muskulatur. Die subvertebrale Muskulatur wurde eingehend untersucht, während bei der intercostalen Muskulatur nur die Ausbildung im vordersten Rumpfbereich interessierte.

2.1. Subvertebrale Muskulatur

Iguana iguana : Die subvertebrale Muskulatur ist nur im Bereich der Halswirbel ausgebildet.

M.rectus capitis anterior (EVANS 1939, OELRICH 1956) (Fig. 15)

= Rectus capitis anticus major (MIVART 1867)

= M.longus colli (OLSON 1936, GASC 1981)

Der Muskel liegt direkt dorsal des Oesophagus. Er ist in zwei Portionen unterteilbar.

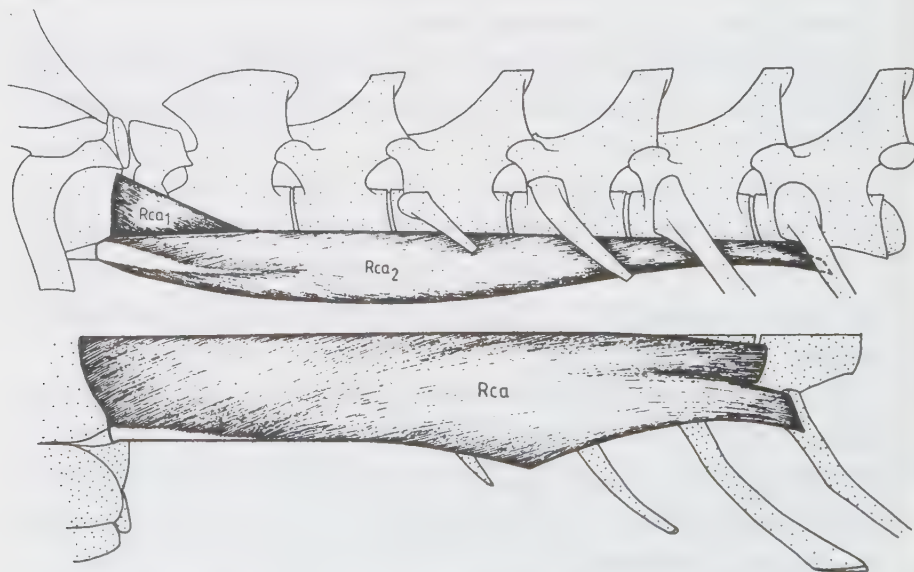


Fig. 15 : *Iguana iguana* : Subvertebrale Muskulatur, superfiizielle Lage von lateral und ventral
Rca M.rectus capitis anterior

Ursprung: Das erste Muskelbündel nimmt seinen Ursprung an den Spitzen aller Hypapophysen, an der midventralen Fascie sowie am proximalen Abschnitt der Halsrippe des 7. Halswirbels. Das zweite Muskelbündel entspringt an den Lateralflächen der Hypapophysen und zum Teil an der midventralen Kante der Wirbelzentren der sechs vordersten Halswirbel.

Insertion: Die Insertion des ersten Muskelbündels erfolgt über eine kräftige Sehne an der latero-ventralen Kante des Sphenoccipitaltuberkels des Basioccipitale. Das zweite Muskelbündel inseriert an der Caudalfläche des Sphenoccipitaltuberkels und der medial anschließenden Ventrankante des Basioccipitale (Crista tuberalis: OELRICH 1956).

M.longus colli (EVANS 1939) (Fig. 16)

Dieser Muskel wird vom M.rectus capitis anterior vollkommen bedeckt. Er liegt den Ventralflächen der Wirbelzentra direkt an.

Ursprung: Der Muskel nimmt seinen Ursprung an den Ventralflächen und zum Teil an den Processus transversi der Halswirbel sowie den proximalen Abschnitten der Halsrippen.

Insertion: Die Insertion erfolgt auf der Ventralfläche des Axis mittels einer kräftigen Sehnenplatte. Zudem inserieren die Muskelfasern an den Ventralflächen der nachfolgenden Halswirbel.

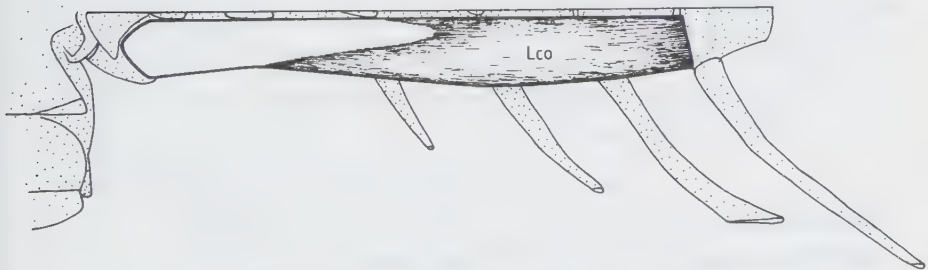


Fig. 16 : *Iguana iguana* : Subvertebrale Muskulatur, tiefe Lage von ventral
Lco M.longus colli

OLSON (1936) und GASC (1981) beschreiben in ihren Arbeiten den *M. longus colli* als einzigen subvertebralen Muskel. In Bezug auf die Ursprungs- und Insertionsstellen entspricht dieser jedoch dem weiter oben beschriebenen *M. rectus capitis anterior*. Die Differenzierung zweier subvertebralen Muskeln ist jedoch eindeutig, so dass auch eine getrennte Benennung gerechtfertigt ist.

Vergleich mit anderen Reptilgruppen

Varanus : Der *M. rectus capitis anterior* zeigt die gleichen Ansatzstellen wie bei *Iguana*, ist insgesamt jedoch etwas kräftiger. Der *M. longus colli* nimmt seinen Ursprung an den Ventralflächen des hintersten Hals- und der vordersten Thorakalwirbel. Es bestehen enge Verwachsungen mit Muskelbündeln, die sich zwischen den Processus transversi erstrecken und demzufolge als *Mm. intertransversarii* bezeichnet werden können.

Sphenodon : Die von NISHI (1916) als *Longus capitis* und von BYERLY (1926) als *Longus colli* bezeichneten Muskeln entsprechen, aufgrund ihrer Ursprungs- und Insertionsstellen, den zusammengefassten Muskelbündeln des *M. rectus capitis anterior* und des *M. longus colli*.

Auch bei *Sphenodon* ist die subvertebrale Muskulatur nur im Bereich der Halswirbelsäule ausgebildet (GASC 1981).

2.2. Intercostale Muskulatur

Iguana iguana : Die intercostalen Muskeln können einer medialen und einer lateralen Muskelschicht zugeordnet werden. Diese Schichten bestehen aus mehreren, meist dünnen Muskellamellen. Die Aufspaltung der unterschiedlichen Muskellamellen ist oftmals nicht eindeutig durchzuführen, da ausgeprägte Verwachsungen auftreten können.

Laterale Lage

M. obliquus externus (GASC 1981) (Fig. 17)

Der *M. obliquus externus* liegt lateral und z.T. ventral des *M. iliocostalis*. In der Regel wird er aus zwei Muskellagen aufgebaut (SMIRNOWSKY 1930).

Ursprung: Die Muskelbündel nehmen ihren Ursprung an den Sehnenplatten des M.iliocostalis, alternierend zu den Ursprungsstellen des M.iliocostalis dorsi.

Insertion: Die Muskelfasern inserieren an der ventralen Bauchmuskulatur, vornehmlich am M.rectus.

M.intercostalis externus (SMIRNOWSKY 1930, GASC 1981) (Fig. 17)

Dieser Muskel ist normalerweise aus zwei dünnen Muskellamellen aufgebaut. Ursprung und Insertion haben diese an den Rippen.

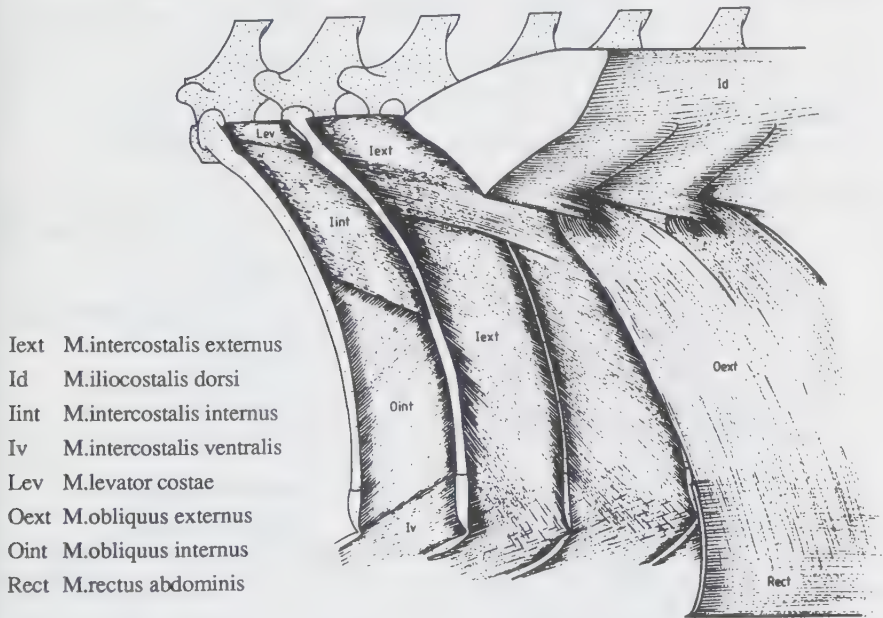


Fig. 17 : *Iguana iguana* : Intercostale Muskulatur von lateral

M.levator costae (OLSON 1936) (Fig. 17)

Ursprung: Der Muskel nimmt seinen Ursprung an den posterioren Flächen der Processus transversi.

Insertion: Die Insertion erfolgt an den anterioren Kanten der nächst-caudalen Rippen.

Die Abgrenzung des *M.levator costae* ist problematisch, da sie oftmals nur willkürlich erfolgen muss. Die Muskelbündel der intercostalen Muskulatur sind im proximalen Bereich der Rippen untereinander stark verwachsen. Nach GASC (1981) stellt der *M.levator costae* eine mediale Differenzierung des *M.obliquus externus* dar.

Mediale Lage

M.intercostalis internus (SMIRNOWSKY 1930, GASC 1981) (Fig. 17)

Ursprung und Insertion dieser dünnen, meist zweigeteilten Muskel-lamelle erfolgen an den Ventralflächen der Rippen.

M.obliquus internus (SMIRNOWSKY 1930, GASC 1981) (Fig. 17; 18)

Dieses Muskelblatt ist als dünne Lamelle unter allen Rippen vorhanden.

M.transversus (SMIRNOWSKY 1930, GASC 1981) (Fig. 18)

Ursprung: Der Muskel nimmt seinen Ursprung an den Ventralflächen der Wirbelzentren, beginnend beim 9. Wirbel.

Insertion: Die Muskelbündel inserieren an den Ventralkanten der Rippen, beginnend mit der zweitletzten Halsrippe.

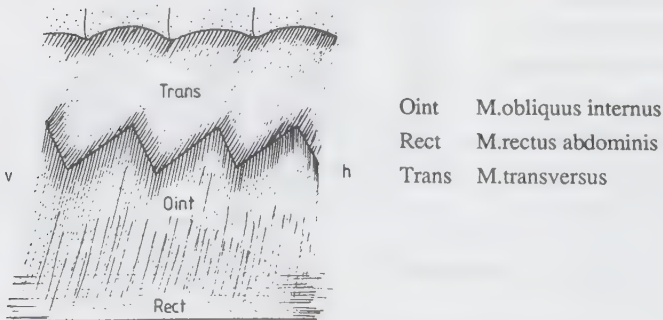


Fig. 18 : *Iguana iguana* : Intercostale Muskulatur von medial

Intercostale Muskulatur im rippenlosen Halsabschnitt (Fig. 19)

= *Scalenus* (MIVART 1867)

= *Costo-cervicalis* (NISHI 1916)

Im Bereich der Halsrippen verschmelzen die einzelnen Muskellagen der intercostalen Muskulatur zu einem einheitlichen Muskelbündel.

Ursprung: Der Muskelstrang hat seinen Ursprung an der cranialen Kante der vordersten Halsrippe.

Insertion: Die Insertion erfolgt an den Processus transversii der vorderen, rippenlosen Halswirbel.



Fig. 19 : *Iguana iguana* : Intercostale Muskulatur des vordersten Halsabschnitts von lateral und dorsal

Vergleich mit anderen Reptilgruppen

Varanus (Fig. 20; 21): Über den proximalen Abschnitten der Rippen sind eigenständige, die Rippen überdeckende Muskelbündel ausgebildet. Sie sind nur bei Varaniden zu beobachten. Von NISHI (1916) wurden diese Muskelbündel als *Mm.supracostales dorsales breves* bezeichnet (Fig. 20).

Ursprung: Die Muskelbündel nehmen ihren Ursprung an einem dünnen, von den Dorsalkanten der Neuralfortsätze nach lateral über den *M.longissimus* hinwegziehenden Sehnenband (Fig.20). Die Muskelfasern der tieferen Lagen bilden die kontinuierliche Fort-

setzung der intercostalen Muskulatur, insbesondere des *M.intercostales externus*.

Insertion: Die Insertion der Muskelbündel erfolgt an den Dorsalflächen der Rippen auf Höhe der Insertion der Muskelbündel des *M.iliocostalis dorsi*.

SMIRNOWSKY (1930), der diese spezifischen Muskeln, in Anlehnung an topologisch ähnlich gelegene Muskeln der Säugetiere, als *Mm.serratoidei* bezeichnete, verweist auf die Innervierung, die mit jener des *M.levator costae* übereinstimmt. Aufgrund der Anordnung der Muskelfasern, insbesondere der tieferen Lagen, erscheint es angebracht, diese Muskelbündel als dorso-mediale Differenzierungen des *M.iliocostalis externus* aufzufassen.

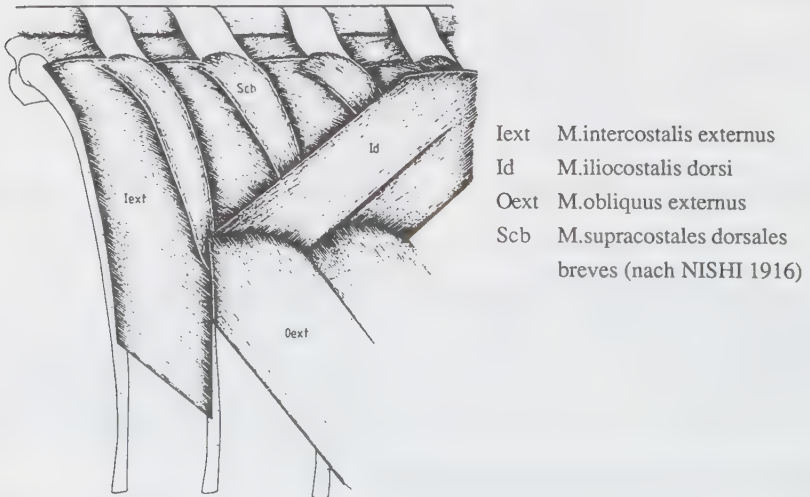


Fig. 20 : *Varanus griseus* : Intercostale Muskulatur, laterale Lage von lateral

Tiliqua : Die drei vordersten Halsrippen zeigen jeweils einen kräftigen Processus uncinatus. An diesen setzt der grösste Teil der intercostalen Muskulatur an.

Sphenodon : Die intercostale Muskulatur von *Sphenodon* wurde von BYERLY (1926) eingehend beschrieben. Der M.obliquus externus, mit seinem Ursprung an den Processus uncinati der Rippen, lässt sich in zwei Lagen auftrennen. Der M.intercostalis externus ist in sechs Muskelbündel mit verschiedenen Ursprungs- und Insertionsstellen differenzierbar. Der M.intercostalis internus ist aus zwei Muskellamellen aufgebaut.

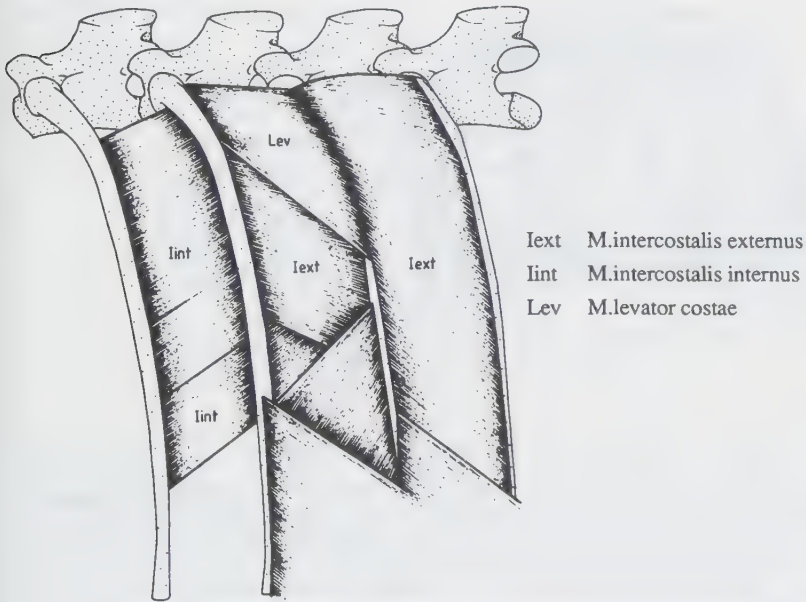


Fig. 21 : *Varanus griseus* : Intercostale Muskulatur, laterale und mediale Lage

D. Struktur der Knochen und Ansatzstellen der Muskulatur

1. Hinterhaupt

Iguana iguana : Am Occiput setzen die vordersten Halsmuskeln an, speziell die Muskelbündel der occipitalen Muskulatur. Die Insertionsstellen an den Knochen weisen zum Teil ausgeprägte Kanten und Mulden auf, anhand deren eine Rekonstruktion der Muskulatur möglich wird.

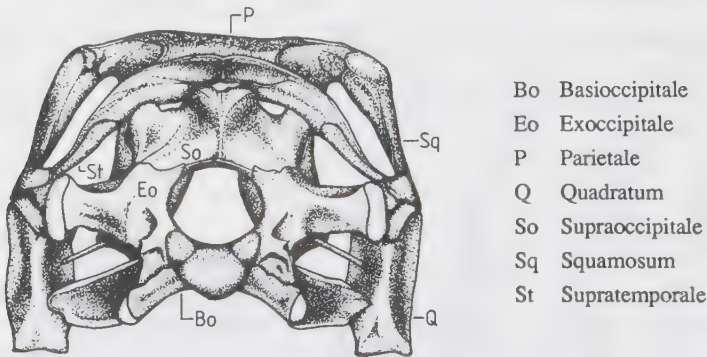


Fig. 22 : *Iguana iguana* : Hinteransicht des Schädels

- Basioccipitale (Fig. 22): Das Basioccipitale ist hinten zu kräftigen, latero-ventral gerichteten Sphenoccipitaltuberkeln ausgezogen. Die lateralen, zugeschärfen Kanten dieser Fortsätze bilden die Insertionskanten für die Sehnen des M.ilio-costalis capitis und des M.transversalis capitis (Fig. 23).

Auf den Caudalflächen der Sphenoccipitaltuberkel können leicht eingetiefte Mulden festgestellt werden, die ventral durch eine abgerundete Kante begrenzt sind. An dieser Kante und in den Mulden selbst inserieren die Muskelbündel des M.rectus capitis anterior (Fig. 23).

- Exoccipitale (Fig. 22): Das Exoccipitale bildet gegen lateral kräftige Paroccipitalfortsätze aus, die distal mit dem Squamosum, Quadratum, Supratemporale und Parietale in Kontakt treten. Medial dieses Kontaktes ist eine

senkrecht stehende Kante ausgebildet. An dieser Kante und der medial anschließenden Fläche des Paroccipitalfortsatzes inseriert der *M.transversalis cervicis* (Fig. 23). Die ventrale Kante des Paroccipitalfortsatzes ist sehr scharfkantig. Sie dient in ihrem distalen Abschnitt ebenfalls als Insertionskante für den *M.transversalis cervicis* (Fig.23).

Die Caudalfläche des Paroccipitalfortsatzes weist ventral eine kleine Mulde auf. Gegen dorsal wird der Fortsatz durch eine niedrige Kante abgegrenzt. Dorsal der Mulde und vor allem an der dorsalen Kante inserieren die Muskelfasern des *M.obliquus capitis magnus* (Fig. 23).

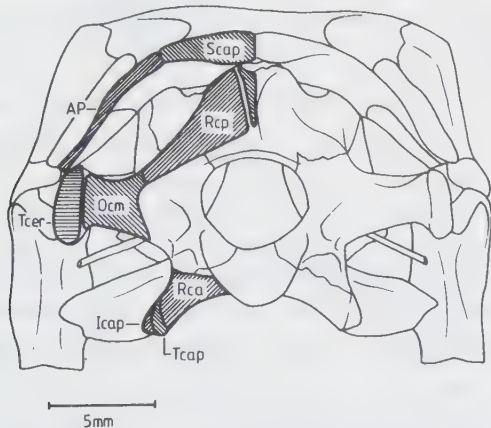


Fig. 23 : *Iguana iguana* : Insertionsflächen der Halsmuskulatur am Hinterhaupt

AP M.articulo-parietalis Icap M.iliocostalis capitis Ocm M.obliquus capitis magnus
Rca M.rectus capitis anterior Rcp M.rectus capitis posterior Scap M.spinalis capitis
Tcap M.transversalis capitis Tcer M.transversalis cervicis

- Supraoccipitale (Fig. 22): Das Supraoccipitale besitzt auf seiner Dorsalfläche eine ausgeprägte Kante, die ausgehend von der Sutura mit dem Exoccipitale, nach cranio-medial zieht. An dieser Kante und der caudal davon gelegenen Mulde inseriert der *M.rectus capitis posterior* (Fig. 23).

In der Mittellinie des Supraoccipitale ist eine kräftige Kante (Crista supraoccipitalis) ausgebildet. Sie ist gegen das Parietale hin meist stark verbreitert

und bildet die Insertionskante für den medialen Anteil des *M.spinalis capitis* sowie für das *Ligamentum nuchae* (Fig. 23).

- Parietale (Fig. 22): Das Parietale weist eine kräftige dorso-caudal Kante auf. An ihrem lateralen Abschnitt inseriert der *M.articulo-parietalis*. Medial ist das Parietale verbreitert. Dadurch kommt es zur Ausbildung einer zweiten Kante ventral der ersten. Zwischen diesen zwei Kanten ist eine relativ tiefe, dreieckige Mulde ausgebildet. In dieser und an den sie umgebenden Kanten inseriert der Hauptteil des *M.spinalis capitis* (Fig. 23).

Vergleich mit anderen Reptilgruppen

Varanus : Der Schädel von *Varanus* ist im Vergleich mit demjenigen von *Iguana* stärker abgeflacht und verbreitert.

- Basioccipitale: Die Sphenoccipitaltuberkel sind stärker nach vorn ausgezogen und nach cranio-ventral ausgerichtet. Dadurch kommt es zur Ausbildung einer vergrößerten, nach hinten gerichteten Insertionsfläche für den *M.rectus capitis anterior* (Fig. 24).

- Exoccipitale: Die Paroccipitalfortsätze sind aufgrund des verbreiterten Schädels stärker nach lateral ausgezogen. Im ventralen Teil der Caudalfläche ist keine Mulde ausgebildet. Dafür ist gegen das distale Ende des Fortsatzes hin eine zusätzliche Ventralkante festzustellen. An dieser inseriert der ventrale Anteil des *M.transversalis cervicis* (Fig. 24).

- Supraoccipitale: Die laterale Kante auf der Dorsalfläche des Supraoccipitale ist sehr kräftig. Sie begrenzt die Insertionsfläche des *M.rectus capitis posterior* nach lateral. Die Insertionsfläche dieses Muskels kann in zwei deutlich getrennte Regionen unterteilt werden, entwickelt in Form zweier Mulden auf dem Supraoccipitale. Die direkt lateral der *Crista supraoccipitalis* gelegene Mulde dient als Insertionsfläche für den *Rcp-superficialis*, während die zweite, latero-caudal gelegene Mulde der Insertion des *Rcp-profundus* dient (Fig. 24).

- Parietale: Im Bereich der Insertionsfläche für den *M.spinalis capitis* weist das Parietale keine Verbreiterung auf. Die Caudalkante ist lediglich etwas kräftiger ausgebildet.

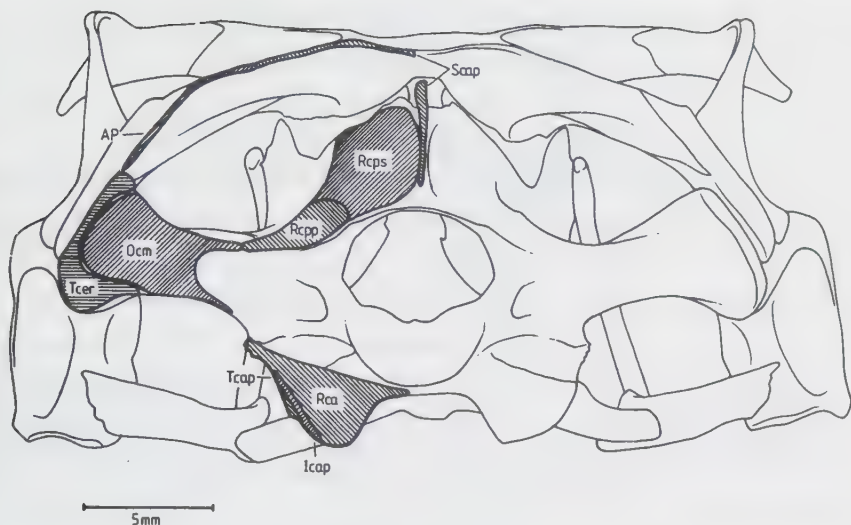


Fig. 24 : *Varanus griseus* : Insertionsflächen der Halsmuskulatur am Hinterhaupt

AP M.articulo-parietalis Icap M.iliocostalis capitis Ocm M.obliquus capitis magnus
 Rca M.rectus capitis anterior Rcps M.rectus capitis posterior profundus
 Rcps M.rectus capitis posterior superficialis Scap M.spinalis capitis
 Tcap M.transversalis capitis Tcer M.transversalis cervicis

Tiliqua : - Basioccipitale: Die Sphenoccipitaltuberkel sind nicht sehr kräftig und mehr nach ventral ausgerichtet. Zwischen den Sphenoccipitaltuberkeln ist am Basioccipitale keine Kante ausgebildet. In diesem Bereich ist die Insertionsfläche für den M.rectus capitis anterior reduziert. Dafür ist die vom Sphenoccipitaltuberkel nach dorsal ziehende Lateralkante sehr kräftig. Hier inserieren neben dem M.rectus capitis anterior auch der M.transversalis capitis und der M.iliocostalis capitis (Fig.25).

- Exoccipitale: Die Paroccipitalfortsätze sind mehr nach caudal ausgerichtet im Vergleich mit *Iguana*. Auf ihrer Caudalfläche besitzen sie eine kräftige Mulde. In dieser inseriert der laterale Anteil des M.rectus capitis posterior (Fig. 25).

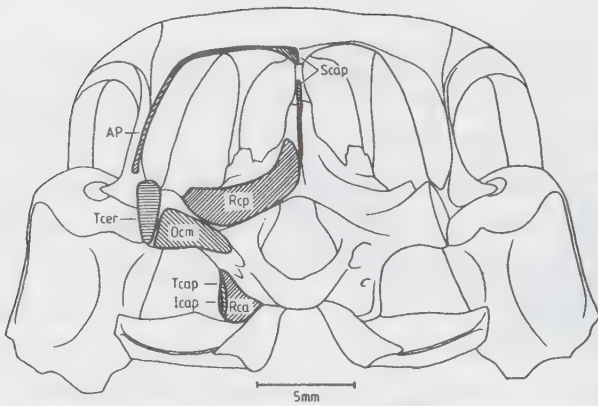


Fig. 25 : *Tiliqua scincoides* : Insertionsflächen der Halsmuskulatur am Hinterhaupt
 AP M.artculo-parietalis Icap M.iliocostalis capitis Ocm M.obliquus capitis magnus
 Rca M.rectus capitis anterior Rcp M.rectus capitis posterior Scap M.spinalis capitis
 Tcap M.transversalis capitis Tcer M.transversalis cervicis

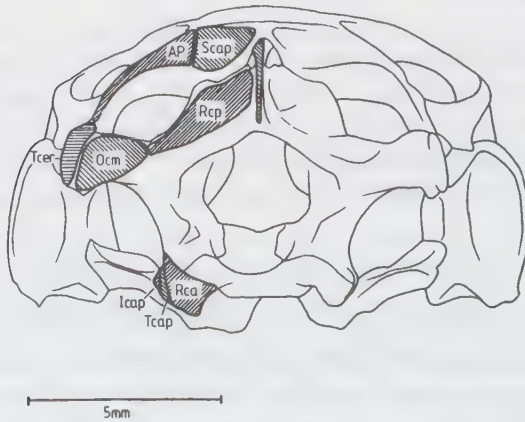


Fig. 26 : *Ameiva ameiva* : Insertionsflächen der Halsmuskulatur am Hinterhaupt
 AP M.artculo-parietalis Icap M.iliocostalis capitis Ocm M.obliquus capitis magnus
 Rca M.rectus capitis anterior Rcp M.rectus capitis posterior Scap M.spinalis capitis
 Tcap M.transversalis capitis Tcer M.transversalis cervicis

- Supraoccipitale: Das Supraoccipitale besitzt eine, vom Paroccipitalfortsatz ausgehende, seichte Mulde, die lateral durch eine niedrige Kante begrenzt wird. In dieser Mulde inseriert der mediale Anteil des M.rectus capitis posterior (Fig. 25).

- Parietale: Die Caudalkante des Parietale ist gegen medial stark nach vorn ausgezogen. Sie ist im Bereich der Insertion des M.spinalis capitis nicht verstärkt (Fig. 25).

Ameiva : Die Insertionsflächen der Halsmuskulatur am Hinterhaupt sind in ihrer Ausbildung sehr ähnlich wie bei *Iguana*. Eine Aufteilung des M.rectus capitis posterior in zwei Portionen lässt sich nicht durchführen aufgrund unterschiedlich gebauter Insertionsflächen (Fig. 26).

Uromastix : - Basioccipitale: Die Insertionsfläche des M.rectus capitis anterior am Sphenoccipitaltuberkel ist ausgedehnt. Gegen ventral ist eine kräftige Insertionskante ausgebildet (Fig. 27).

- Exoccipitale: Die Dorsalkante des Foramen magnum ist scharfkantig und auf den Paroccipitalfortsatz ausgezogen. Gegen dorsal ist der Paroccipitalfortsatz durch eine kräftige Kante begrenzt. An und zwischen diesen Kanten inseriert der Rcp profundus (Fig. 27).

- Supraoccipitale: Die lateral die Insertionsfläche des M.rectus capitis posterior begrenzende Kante des Supraoccipitale ist ausgesprochen kräftig. An ihr und der medial anschliessenden Mulde inseriert der Rcp superficialis (Fig. 27).

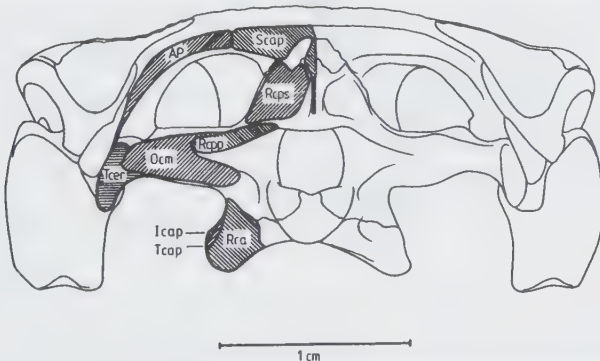


Fig. 27 : *Uromastix hardwicki* : Insertionsflächen der Halsmuskulatur am Hinterhaupt
 AP M.articulo-parietalis Icap M.iliocostalis capitis Ocm M.obliquus capitis magnus
 Rca M.rectus capitis anterior Rcps M.rectus capitis posterior superficialis
 Rcpp M.rectus capitis posterior profundus Scap M.spinalis capitis
 Tcap M.transversalis capitis Tcer M.transversalis cervicis

Lacerta : - Basioccipitale: Die Sphenoccipitaltuberkel zeigen sehr kräftige Lateral- und Dorsalkanten, die zwischen sich eine tiefe Mulde einschliessen. Der grösste Teil *M.rectus capitis anterior* inseriert an diesen Kanten und nur ein kleiner Anteil des Muskels in der Mulde selbst (Fig. 28).

- Exoccipitale: Die Paroccipitalfortsätze sind stark nach caudal ausgerichtet. Die konvexe Caudalfläche des Fortsatzes bildet distal die Insertionsfläche für den *M.obliquus capitis magnus*. Proximo-dorsal ist eine tiefe Mulde ausgebildet. In dieser und der dorsal anschliessenden kräftigen Kante inseriert der laterale Anteil des *M.rectus capitis posterior* (Fig. 28).

- Supraoccipitale: Die Crista supraoccipitalis ist stark erhöht. Dadurch entsteht lateral der Crista eine Grube, die zusammen mit der lateral begrenzenden Kante als Insertionsfläche für den medialen Anteil des *M.rectus capitis posterior* dient (Fig.28). Aufgrund der Form der Insertionsflächen auf dem Supraoccipitale kann der *M.rectus capitis posterior* ohne weiteres in zwei Portionen unterteilt werden.

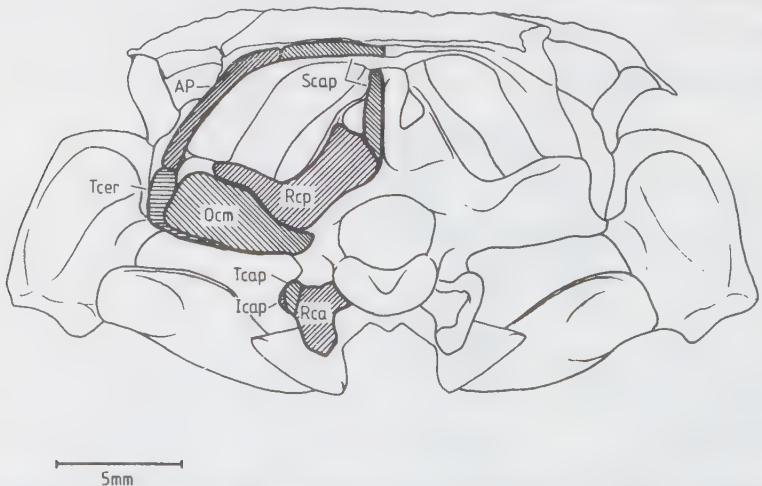


Fig. 28 : *Lacerta lepida* : Insertionsflächen der Halsmuskulatur am Hinterhaupt
 AP *M.articulo-parietalis* Icap *M.iliocostalis capitis* Ocm *M.obliquus capitis magnus*
 Rca *M.rectus capitis anterior* Rcp *M.rectus capitis posterior* Scap *M.spinalis capitis*
 Tcap *M.transversalis capitis* Tcer *M.transversalis cervicis*

2. Halswirbel

Iguana : Atlas (Fig. 29, 30): Der Neuralbogen des Atlas ist dorsal stark verbreitert. Auf dieser Dorsalfläche ist eine, von der Postzygapophyse ausgehende, kräftige Kante ausgebildet. Sie ist latero-cranial konvex gebogen. An ihr inserieren der kräftige *M.obliquus capitis inferior* und die vorderste Sehne des *M.semispinalis/spinalis cervicis* (Fig. 29,30).

Die Lateralfläche des Atlasbogens besitzt einen kräftigen, nach caudal ausgezogenen *Processus transversus*. An dessen Caudalkante inserieren die vordersten Anteile des *M.iliocostalis cervicis* und *M.longissimus cervicis* (Fig. 29, 30).

Auf dem Interzentrum des Atlas ist ein kräftiger, nach caudal ausgezogener Mediankiel ausgebildet. An dessen Lateralflächen nehmen die vordersten Teile des *M.rectus capitis anterior* ihren Ursprung (Fig. 29, 30).

Axis (Fig. 29, 30): Der Neuralfortsatz des Axis ist hoch und stark nach cranial ausgezogen. Die Dorsalkante ist im vordersten Bereich nach ventral abgeknickt und bietet in diesem Abschnitt eine gute Ansatzfläche für den *M.rectus capitis posterior* (Fig. 29, 30). Die im Vergleich mit den nachfolgenden Halswirbeln zusätzlich ausgebildete Lateralfläche des Neuralfortsatzes dient als Ursprungsfläche für den *M.obliquus capitis magnus* und *M.obliquus capitis inferior* (Fig. 29, 30). Die Caudalfläche des Neuralfortsatzes besitzt eine kräftige Mittelkante, an der das kräftige *Ligamentum interspinalis* inseriert.

Die Caudalkanten des Neuralbogens und der lateral daran anschliessenden Postzygapophysenflügel sind kräftig. Sie dienen vor allem als Insertionskanten für die *Mm.interarcuales* und für das vorderste Muskelbündel des *M.semispinalis/spinalis cervicis* (Fig. 30).

Der *Processus transversus* des Axis ist nicht sehr kräftig. Es ist jedoch eine nach caudal gerichtete Spitze ausgebildet, an der die vordersten Teile der intercostalen Muskulatur inserieren (Fig. 29, 30).

Die Ventralfläche des Wirbelzentrums besitzt eine kräftige, midventrale Kante. In den lateral davon ausgebildeten Mulden nehmen die vordersten Muskelbündel

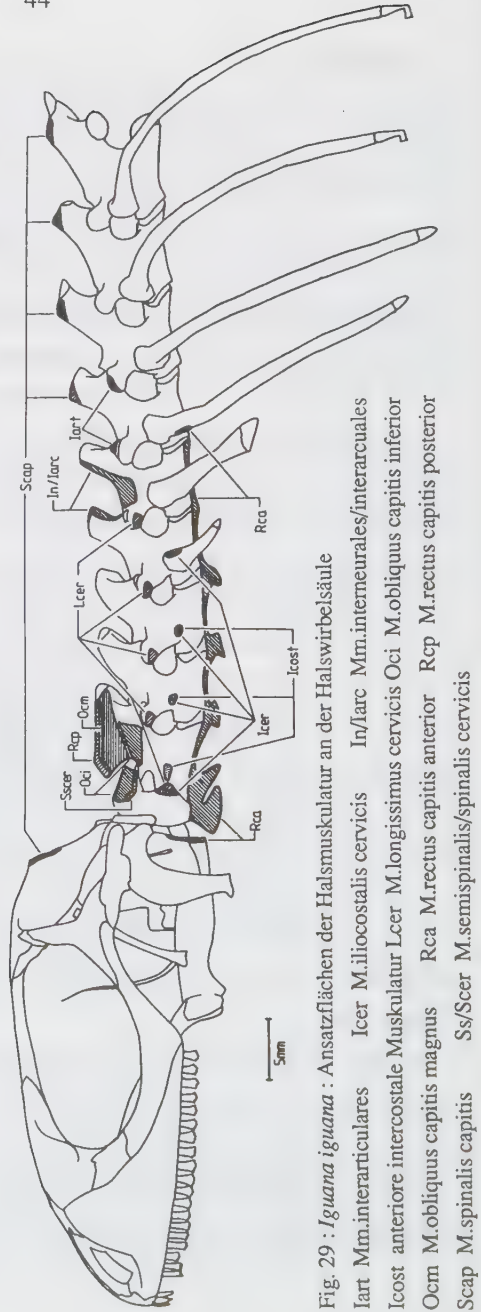
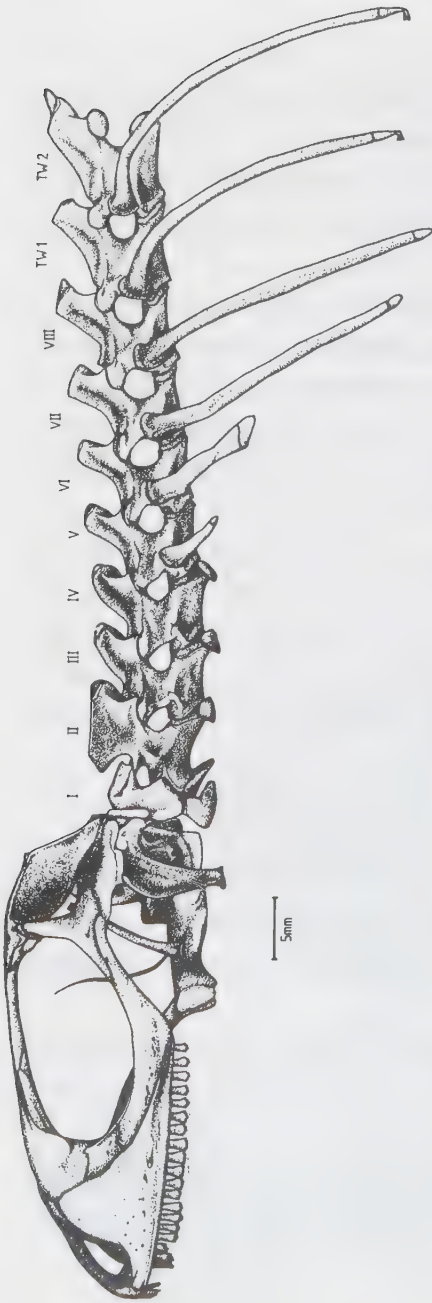


Fig. 29 : *Iguana iguana* : Ansatzflächen der Halsmuskulatur an der Halswirbelsäule

Iart Mm.interarticularares Icer M.iliocostalis cervicis In/Iarc Mm.internaeurales/interarcuales
 Icost anteriore intercostale Muskulatur Lcer M.longissimus cervicis Oci M.obliquus capitis inferior
 Ocm M.obliquus capitis magnus Rca M.rectus capitis anterior Rcp M.rectus capitis posterior
 Scap M.spinalis capitis Ss/Scer M.semispinalis/spinalis cervicis

des *M.longus colli* ihren Ursprung. Eine niedrige Kante, ausgehend vom *Processus transversus*, bildet den anterioren Abschluss dieser Mulden. Die Kante selbst dient als Insertionskante der Sehne des *M.longus colli* (Fig. 30).

Die Hypapophyse des *Axis* ist kräftig und nach caudal ausgerichtet. Zwischen ihr und der nächstcaudalen Hypapophyse ist eine kräftige Sehnenplatte aufgespannt, die zusammen mit den Lateralflächen der Hypapophysen als Ursprungsfläche für den *M.rectus capitis anterior* dient (Fig. 29, 30).

Halswirbel 2 bis 7 (Fig. 29, 30): Die Neuralfortsätze sind auf den caudalen Teil der Neuralbogen beschränkt und nach caudal geneigt. Die Höhe der Neuralfortsätze aller Halswirbel ist in etwa gleich. Die Enden sind kräftig und etwas verbreitert. An ihnen setzen die kräftigen Sehnen des *M.semispinalis* und zum Teil auch des *M.spinalis capitis* an (Fig. 29,30). Die Vorderkanten sind scharfkantig. An ihnen inserieren das *Ligamentum interspinale* und die *Mm.interneurales* (Fig.30). Die Kanten auf der Mitte der Caudalflächen der Neuralfortsätze sind schwach ausgebildet im Vergleich mit derselben Kante des *Axis*.

Die Caudalkanten der Neuralbogen und die Postzygapophysenflügel sind kräftig. Die Dorsalflächen der Postzygapophysen zeigen zum Teil kleine Höcker, an denen die *Mm.interarticularis* inserieren (Fig. 30).

Lateral der Basis der Neuralfortsätze sind deutliche Mulden ausgebildet, in denen die Muskelfasern der *Mm.interarcuales* ansetzen (Fig. 30).

Die *Processus transversi* sind im Vergleich mit dem *Axis* kräftiger. An ihren Ventralflächen nimmt ein Teil der Muskelfasern des *M.longus colli* ihren Ursprung.

Die kräftigen Mediankanten auf den Ventralflächen der Wirbelzentra der vorderen Halswirbel sind scharfkantig, die der hinteren Halswirbel abgerundet. Hypapophysen sind bis zum 5.Halswirbel ausgebildet. An ihnen setzen die Muskelfasern des *M.rectus capitis anterior* an (Fig. 29, 30).

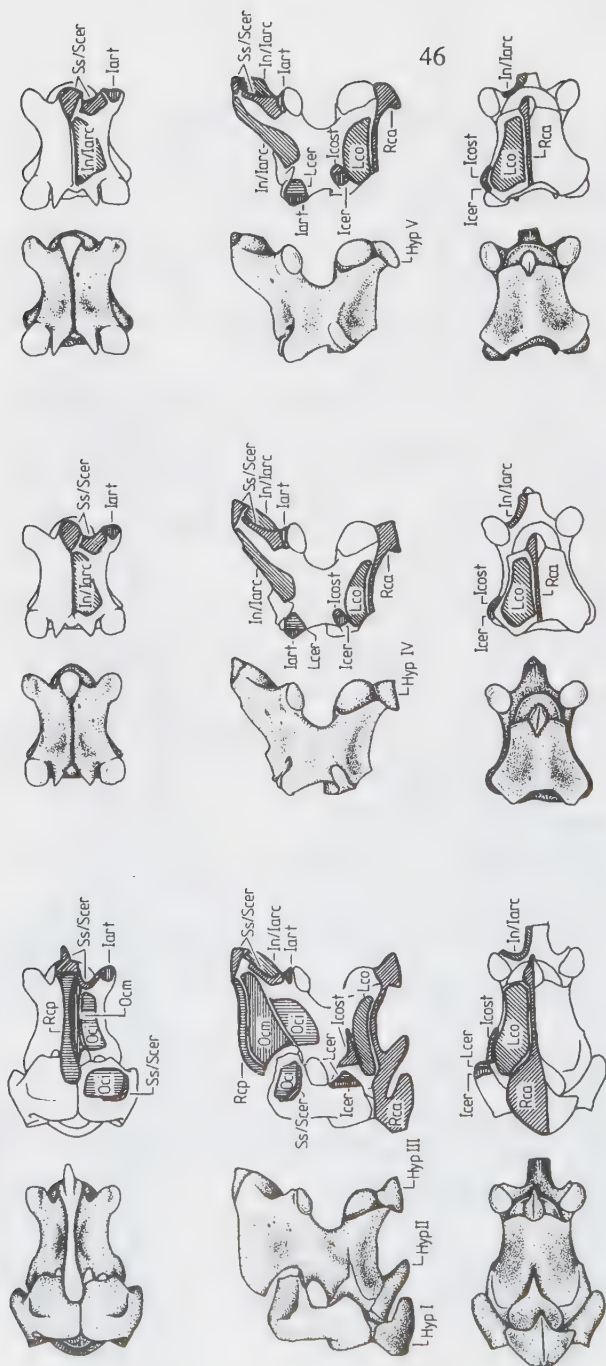
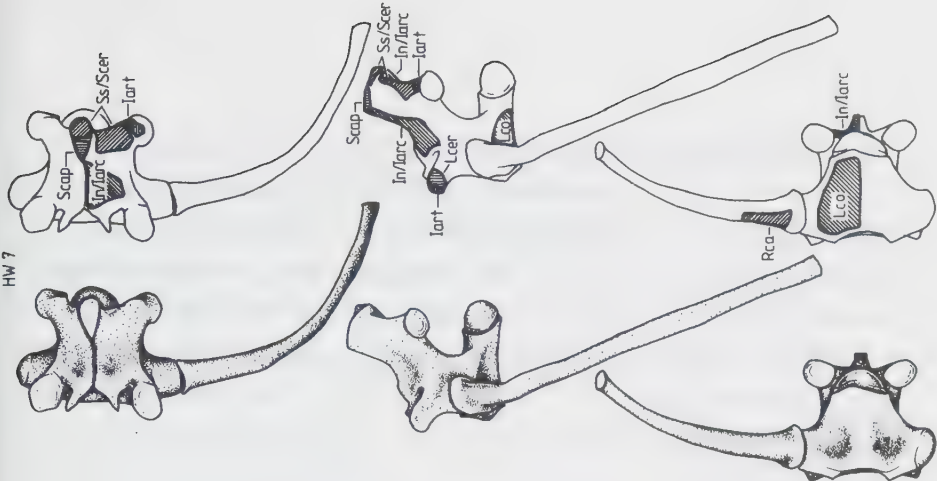


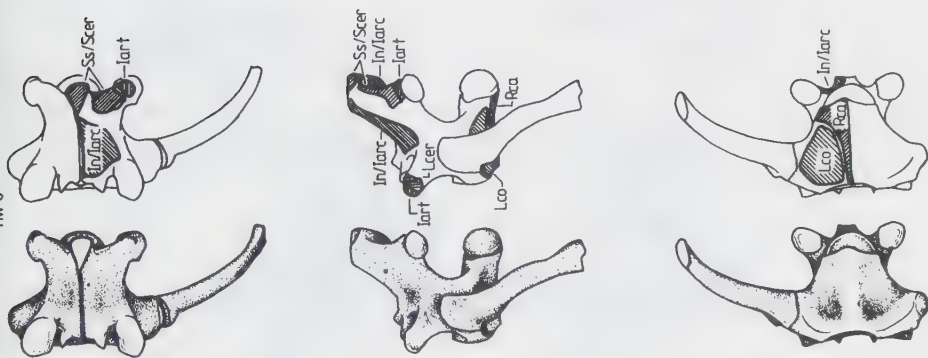
Fig. 30 : *Iguana iguana* : Ansatzstellen der Halsmuskulatur an den Halswirbeln

Iart Mm.interarticulars In/larc Mn.internurales/interarcuales Icer M.iliocostalis cervicis
 Icost anteriore intercostale Muskulatur Lcer M.longissimus cervicis Lco M.longus colli
 Oci M.obliquus capitis inferior Ocm M.obliquus capitis magnus Rca M.rectus capitis anterior
 Rcp M.rectus capitis posterior Scap M.spinalis capitis Ss/Scer M.semispinalis/spinalis cervicis

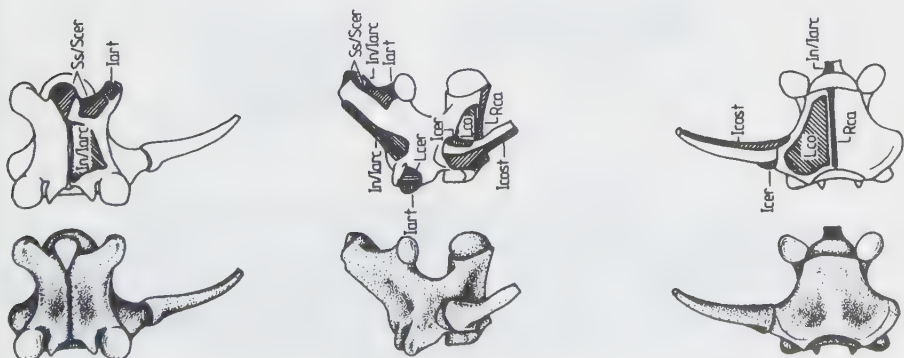
HW 7



HW 6



HW 5



Vergleich mit anderen Reptilgruppen

Varanus (Fig. 31): Die Neuralfortsätze der Halswirbel drei bis neun sind rechteckig. Sie sind nicht auf den posterioren Anteil des Neuralbogens reduziert. Ihre Vorderkante liegt in etwa auf Höhe der Präzygapophysen. Dadurch werden die Insertionsflächen der interspinalen Muskulatur und des M.semispinalis/spinalis cervicis stark vergrößert (Fig. 31). Auf den Dorsalkanten der Neuralfortsätze sind Epiphysen ausgebildet.

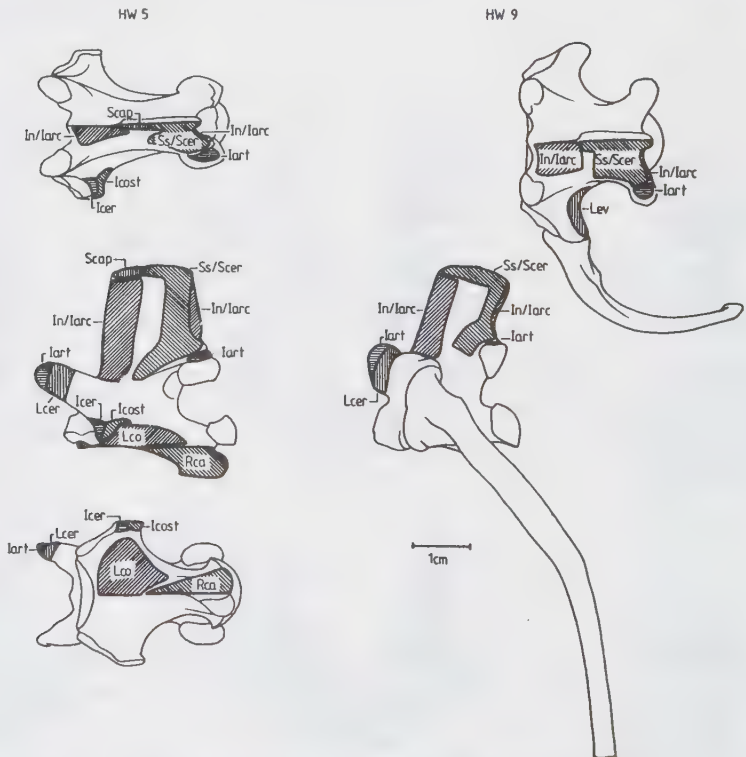


Fig. 31 : *Varanus* : Ansatzstellen der Muskulatur an den Halswirbeln

Iart M.interarticularis In/larc M.interneurales/interarcuales Icer M.iliocostalis cervicis
Icost anteriore intercostale Muskulatur Lcer M.longissimus cervicis Lco M.longus colli
Lev M.levator costae Rca M.rectus capitis anterior Scap M.spinalis capitis
Ss/Scer M.semispinalis/spinalis cervicis

Die Processus transversii der Halswirbel sind im Vergleich mit denjenigen von *Iguana* viel kräftiger und stark nach lateral ausgezogen.

Die Hypapophysen der Halswirbel zwei bis sieben sind als kräftige, ventro-caudal gerichtete Sporne ausgebildet. Sie tragen distale Epiphysen (HOFFSTETTER & GASC 1967). Die Ventralflächen der zwei hintersten Halswirbel besitzen noch niedrige Ventral- und Lateralkanten, während die Ventralflächen der Dorsalwirbel vollends abgeflacht sind.

Tiliqua : Der Neuralfortsatz des Axis ist sehr stark nach cranioventral geneigt. Die Caudalfläche des Fortsatzes ist stark verbreitert und besitzt sehr kräftige Lateralkanten, an denen die Mm.interneurales und Mm.interarcuales inserieren (Fig. 32).

Der Processus transversus des Axis ist zu einem kräftigen Sporn umgebildet. Die Intercentra zwei und drei sind auf der Ventralfläche des Axis miteinander verschmolzen und bilden eine stark erhöhte Ventralkante. An dieser nimmt der anteriore Anteil des M.rectus capitis anterior seinen Ursprung (Fig. 32).

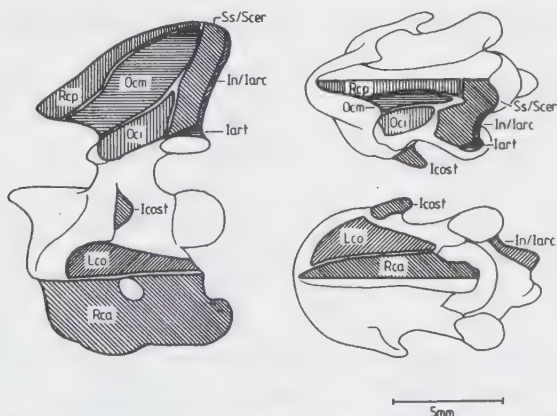


Fig. 32 : *Tiliqua scincoides* : Ansatzstellen der Halsmuskulatur am Axis

- | | | | | | |
|-------|--------------------------------|-----|----------------|---------|----------------------------------|
| Iart | M.interarticulares | Lco | M.longus colli | In/larc | Mm.interneurales/interarcuales |
| Icost | antere intercostale Muskulatur | | | Oci | M.obliquus capitis inferior |
| Ocm | M.obliquus capitis magnus | | | Rca | M.rectus capitis anterior |
| Rcp | M.rectus capitis posterior | | | Ss/Scer | M.semispinalis/spinalis cervicis |

Die Neuralfortsätze der weiteren Halswirbel zeigen ebenfalls stark verbreiterte Caudalflächen und kräftige Lateralkanten. An der anterioren Basis der Fortsätze sind die Ansatzflächen des *M.interarcuales* muldenförmig eingetieft. Die *Processus transversii* sind kräftig und bieten ausgedehnte Insertionsflächen für die proximale intercostale Muskulatur und einzelne Muskelbündel der *Mm.intertransversarii*. Die Hypapophysen der Halswirbel drei bis fünf sind breit und nach ventral ausgezogen.

An den drei vordersten, kurzen Halsrippen sind *Processus uncinati* vorhanden (Fig. 33).

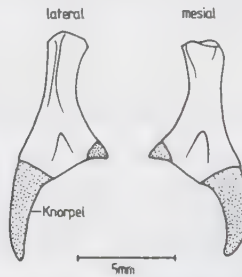


Fig. 33: *Tiliqua scincoides* : Halsrippe des 4.Halswirbels von lateral und mesial

E. Funktion der Halsmuskulatur

Die Muskulatur der Halswirbelsäule lässt sich zwei unterschiedlichen Funktionsbereichen zuordnen. Der erste Bereich umfasst laterale und sagittale Flexionen sowie Rotationsbewegungen des Schädels in Bezug zu den Halswirbeln. Gleichartige Bewegungen zwischen den einzelnen Halswirbeln sind ebenfalls miteinbezogen. Eine zweite Aufgabe der Halsmuskulatur beinhaltet die Verstrebung und Versteifung der Halswirbelsäule. Bei grosswüchsigen Tieren mit schwergewichtigem Schädel kann dieser zweite funktionelle Aspekt den ersten überwiegen (KUMMER 1959).

Die Halsmuskulatur lässt sich in mehrere funktionelle Gruppen unterteilen (EVANS 1939, OELRICH 1956) (Tab. 4) (Fig. 34).

Tab. 4: Funktionelle Gruppen der Halsmuskulatur

	Schädel	Halswirbel
dorsale Flexion:	M.spinalis capitis M.articulo-parietalis M.transversalis cervicis	M.semispinalis/spinalis cervicis Mm.interneurales Mm.interarcuales
ventrale Flexion:	M.rectus capitis anterior M.transversalis capitis M.iliocostalis capitis	M.longus colli M.rectus capitis anterior
laterale Flexion:	M.transversalis cervicis M.obliquus capitis magnus	Mm.interartculares M.iliocostalis cervicis M.longissimus cervicis M.semispinalis/spinalis cervicis

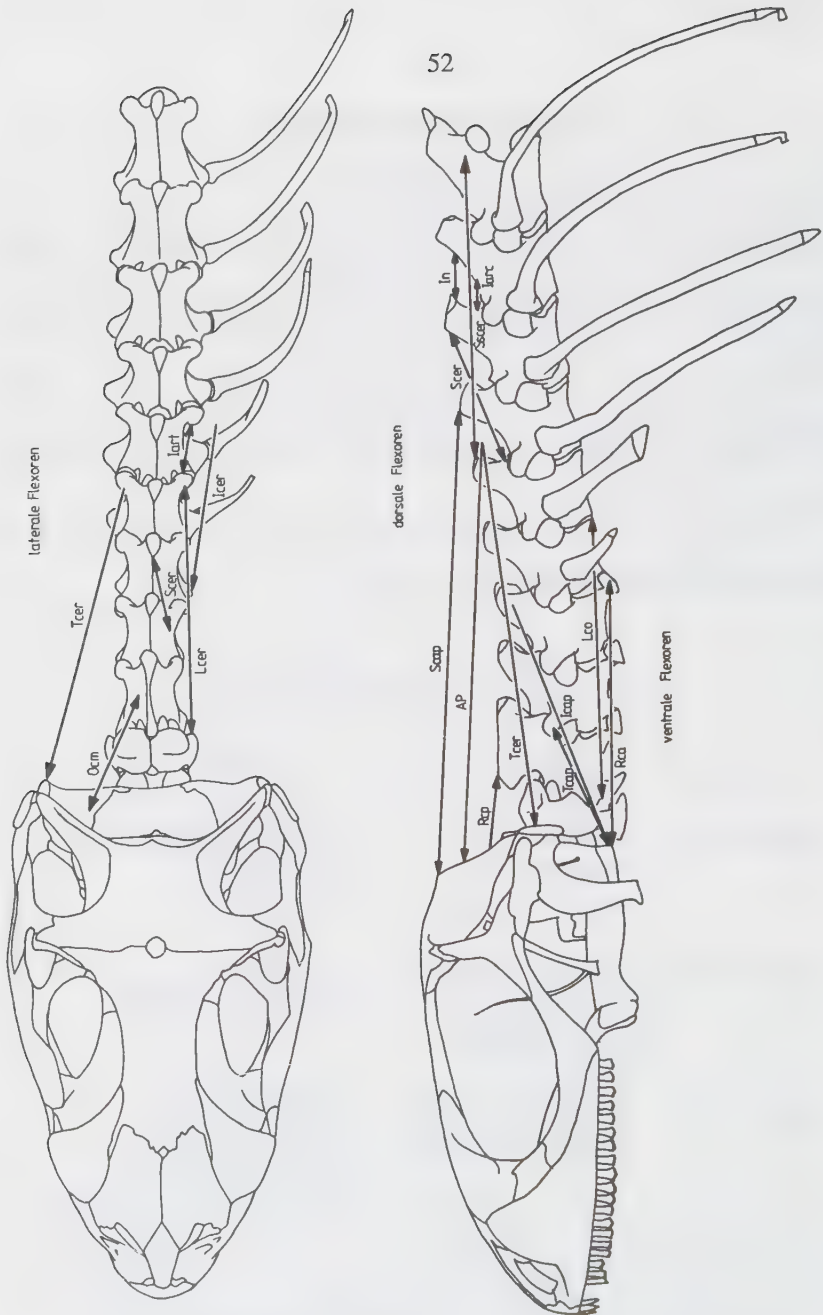


Fig. 34 : *Iguana iguana* : Funktionelle Gruppen der Halsmuskulatur

Die Rotation des Schädels und der Halswirbel um ihre Längsachsen wird durch das Zusammenspiel von mehreren Muskeln aus den oben unterschiedenen funktionellen Gruppen bewirkt.

Durch die Ausbildung von Zygosphen-Zygantrum Gelenken an den Neuralbogen werden Rotationsbewegungen der Halswirbel von vornherein verhindert. Auch bei unvollständiger Ausbildung dieser Gelenke (z.B. *Iguana iguana*) sind die Drehbewegungen schon stark eingeschränkt.

Die Versteifung oder Verstrebung der Halswirbelsäule wird durch die gesamte Halsmuskulatur bewirkt. Die wichtigste Rolle spielen dabei die kurzen, intervertebralen Muskeln (Mm. interneurales, Mm. interarcuales), die vor allem der Gravitationskraft entgegenwirken müssen. Da bei lange andauernden Belastungen die Muskelfasern zu dauernder Kontraktion gezwungen werden, ist die Stützfunktion der Muskulatur nur über kürzere Zeitspannen effizient. Dauerkontraktion der Muskeln haben eine Ermüdung der Muskelfasern zur Folge. Die interspinalen Ligamente und das Ligamentum nuchae haben deshalb ebenfalls einen grossen Anteil an der Verstrebung der Halswirbelsäule gegen die Gravitationskraft zu übernehmen (EVANS 1939).

F. Diskussion der Resultate

Beim Vergleich der untersuchten Arten zeigen sich nur geringe Unterschiede in der Anordnung der epaxialen Muskulatur. Dies kann auf weitgehend gleichartige funktionelle Beanspruchungen der Halsmuskulatur zurückgeführt werden. Man kann davon ausgehen, dass die Verhältnisse bei *Sphenodon* der ursprünglichen Anordnung der Halsmuskulatur bei den Echsen am nächsten kommt. Die epaxiale Muskulatur von *Sphenodon* zeigt noch Reste der ursprünglichen Metamerie. Bei *Iguana* ist diese weitgehend verschwunden, d.h. nur die tiefsten Lagen des M.iliocostalis weisen noch einen metameren Bau auf. Die anderen Längsmuskelzüge können zwar ebenfalls in einzelne Muskelbündel aufgetrennt werden, diese überspringen zwischen ihrem Ursprung und ihrer Insertion in der Regel jedoch mehrere Wirbelsegmente. Eine stärkere Differenzierung der Halsmuskulatur, im Vergleich mit *Sphenodon*, kann vor allem im vordersten Bereich der Halswirbelsäule nachgewiesen werden, speziell bei der am Hinterhaupt inserierenden, occipitalen Muskulatur. Diese Differenzierung ermöglicht zusammen mit den Veränderungen innerhalb des Atlas-Axis Komplexes (EVANS 1939) eine erhöhte Beweglichkeit. Durch die Verschiebung von Insertionsstellen sowie Neudifferenzierung von Muskelbündeln, z.B. M.iliocostalis capitis, erfolgt eine Verfeinerung und Verbesserung der Bewegungsmöglichkeiten des Schädels.

Varanus besitzt im Vergleich mit *Iguana* eine etwas verlängerte Halswirbelsäule. Die Verlängerung basiert einerseits auf der Vermehrung der Anzahl Halswirbel auf insgesamt neun, andererseits auf der relativen Längenzunahme der einzelnen Wirbel (HOFFSTETTER & GASC 1969). Die Anordnung der Halsmuskulatur differiert jedoch nur geringfügig im Vergleich mit dem Grundmuster bei *Iguana*. Die am Hinterhaupt inserierenden Muskeln sind stärker differenziert, im besondern der M.articulo-parietalis und der M.rectus capitis posterior. Die Ansatzflächen der Muskulatur an den Neuralfortsätzen sind infolge deren cranio-

caudalen Verlängerung vergrößert. Dadurch ist, verglichen mit *Iguana*, die Halsmuskulatur insgesamt kräftiger ausgebildet.

Die Wirbelsäule und deren Muskulatur können als Teile einer den Gesetzen der Statik unterworfenen Konstruktion aufgefasst werden. Die Arbeiten von SLIJPER (1946) und KUMMER (1959) illustrieren die Anwendung solcher Konzepte in der Analyse von Säugetierskeletten. Im besonderen ist die Ausbildung und Ausrichtung der Neuralfortsätze auf die Beanspruchung durch die daran ansetzende Muskulatur zurückzuführen (SLIJPER 1946). Bei experimentellen Untersuchungen des ontogenetischen Wachstums der Neuralfortsätze von Kaninchen konnte nachgewiesen werden, dass die Muskulatur Einfluss nimmt auf die Neigung der Neuralfortsätze (MORITA 1912, 1913). Neuralfortsätze, bei denen die ansetzende Muskulatur experimentell durchtrennt wurde, wiesen im Wachstumsvergleich mit unbehandelten Kontrolltieren eine deutlich geringere Neigung auf.

Die Rumpfwirbelsäule, speziell diejenige der Säugetiere, wird aus dem Blickwinkel der statischen Analyse als Sehnen-Bogen Konstruktion beschrieben. Die als Auflager aufzufassenden Gliedmassen werden durch die Schwanz- und Halswirbelsäule überragt. Schwanz- und Halswirbelsäule können beide als einseitig eingespannte Balken beschrieben werden (SLIJPER 1946, KUMMER 1956, NACHTIGALL 1971). Das Sehnen-Bogen Prinzip kann nicht ohne weiteres auf die Reptilwirbelsäule übertragen werden. Die Fortbewegung der Reptilien schliesst, anders als die Lokomotion der Säugetiere, weiträumige laterale Undulationen der Körperachse ein. Rezente Echsen legen ausserdem in der Ruhestellung den Körper direkt dem Boden auf. Demzufolge können die durch Bewegungs- und Gravitationskräfte auftretenden Belastungen der Wirbelsäule bei Säugetieren und Reptilien sehr unterschiedlich sein.

Die Ausbildung der Neuralfortsätze, vor allem deren Neigung, wurde von SLIJPER (1946) in Beziehung gesetzt mit den von der ansetzenden Muskulatur ausgehenden Beanspruchungen. Neuralfortsätze dienen den ansetzenden Muskeln

als Hebelarme. Je höher ein Neuralfortsatz ist, desto länger ist der virtuelle Hebelarm. Wenn ein Muskel nicht beliebig verstärkt werden kann, beispielsweise durch Ausdehnung der Ansatzfläche, so kann eine Kraftzunahme nur durch Vergrößerung des Drehmomentes um das Wirbelgelenk erreicht werden. Durch Verlängerung des Hebelarmes, also durch die Erhöhung des Neuralfortsatzes wird das Drehmoment vergrößert. Solche Anpassungen sind beispielsweise bei grosswüchsigen Säugetieren zu beobachten. Deren hintere Hals- und vordere Dorsalwirbel besitzen stark erhöhte Neuralfortsätze (KUMMER 1959, NACHTIGALL 1971). Zusätzliche, durch erhöhte Neuralfortsätze entstehende Vorteile sind vergrößerte Lateralflächen, an denen mehr Muskelfasern ansetzen können.

Bei den untersuchten Reptilien sind die Neuralfortsätze der Halswirbel kräftig ausgebildet und alle (Ausnahme Axis) in etwa gleich hoch wie diejenigen der Dorsalwirbel. Der Neuralfortsatz des Axis kann erhöht sein, was die Ansatzfläche und damit die Kraftwirkung des hier seinen Ursprung nehmenden *M.rectus capitis posterior*, eines Extensors des Kopfes, verbessert.

Bei *Varanus* ist eine cranio-caudale Verlängerung der Neuralfortsätze und damit eine Vergrößerung der Ansatzfläche der transversospinalen Muskulatur festzustellen. Die Halsmuskulatur muss deshalb, in Korrelation mit dem relativ grossen Schädel, kräftiger ausgebildet sein. Die grosswüchsigen Varaniden sind carnivor und benutzen bei der Beutemanipulation eine besondere Art der Fressmechanik, das sogenannte "kinetic inertial feeding" (GANS 1961, RIEPPEL 1979). Damit diese Art des Fressens ausgeübt werden kann, muss die Muskulatur kräftiger ausgebildet sein im Vergleich mit Reptilien, die kein "kinetic inertial feeding" anwenden.

Die Neuralfortsätze der untersuchten Reptilien sind in mehr oder weniger starkem Masse nach caudal geneigt. Eine Ausnahme ist bei *Varanus* ausgebildet, dessen Neuralfortsätze senkrecht zum Wirbelkörper stehen. Der Neigungswinkel steht in Beziehung mit der am Neuralfortsatz angreifenden Muskulatur (SLIJPER,

1946). Die Neuralfortsätze stehen senkrecht zum angreifenden Muskel, sofern nur ein Muskel vorhanden ist (1.Regel nach SLIJPER). Die Neigung des Fortsatzes erfolgt somit in Richtung des angreifenden Muskels. Für diese Hypothese ergeben sich dann Probleme, wenn mehrere Muskeln unterschiedlicher Faserrichtung an einem Neuralfortsatz angreifen. Bei gleichwertigen Muskeln nimmt der Neuralfortsatz eine intermediäre Stellung ein (2.Regel nach SLIJPER). Bei ungleichen Muskeln bestimmt der wichtigste Muskel die Richtung des Neuralfortsatzes (3.Regel von SLIJPER). Dabei stellt sich jedoch zwangsläufig die Frage nach den Beurteilungskriterien, welche zur Bestimmung des wichtigsten Muskels führen. Bei den Reptilien setzen an den Neuralfortsätzen der *M.semispinalis*, *M.spinalis* und die *Mm.interneurales* an, wobei die Muskelfasern des *M.semispinalis* und *M.spinalis* entgegengesetzt verlaufen. Insgesamt sollte eine mehr oder weniger ausgeglichene Beanspruchung der Neuralfortsätze resultieren. Somit ist nach den Regeln von SLIJPER mit senkrecht zur Längsachse stehenden Neuralfortsätzen zu rechnen. Bei *Varanus* trifft dies auch im grossen ganzen zu, sind doch die Neuralfortsätze nur wenig nach caudal geneigt. Bei *Iguana* und auch bei den anderen untersuchten Reptilien sind die Neuralfortsätze jedoch zum Teil erheblich nach caudal geneigt, obwohl keine Unterschiede im Bau der Muskelbündel des *M.semispinalis* und *M.spinalis*, im Vergleich mit *Varanus*, zu beobachten sind.

Die Untersuchungen von BÖHM (1970) zeigen, dass die Neigung der Neuralfortsätze keinen grossen Einfluss auf die Grösse der Hebelarme der ansetzenden Muskulatur ausübt. Die Neigung der Neuralfortsätze kann auch nicht einzig als Resultat von Drehbewegungen um eine transversale Achse verstanden werden, wie dies SLIJPER (1946) behauptet. Vielmehr müssen auch die Drehbewegungen um eine sagittale Achse berücksichtigt werden. Der virtuelle Hebelarm um diese sagittale Achse kann durch Verlängerung des Neuralfortsatzes, bei gleichbleibender Neigung desselben, vergrössert werden. Die andere Möglichkeit, diesen Hebelarm zu verlängern, besteht darin, den Neuralfortsatz

stärker zu neigen, ohne ihn zu erhöhen. Sagittale und transversale Drehbewegungen um die intervertebralen Gelenke stellen unterschiedliche Ansprüche an die Neigung der Neuralfortsätze. Es existiert jedoch ein Bereich, in dem beide Drehbewegungen optimale Hebelarme aufweisen. Dieser optimale Bereich ist bei Neigungswinkeln um 50° gegeben (BOEHM 1970). Neigungswinkel über 50° begünstigen Drehbewegungen um die transversale Achse. Die Neigungswinkel der Neuralfortsätze bei den untersuchten Reptilien liegen zwischen 50° und 90° . In vielen Fällen sind demzufolge die Neigungswinkel der Neuralfortsätze im optimalen Bereich der Hebelarme und somit die Kraftwirkungen bei Drehbewegungen um sagittale und transversale Achsen optimiert.

G. Bau der Halswirbel von *Tanystropheus longobardicus* (BASSANI)

Die Struktur der Halswirbel von *Tanystropheus* wurde von WILD (1973) eingehend untersucht, im speziellen die Ausbildung vollkörperlich erhaltener Wirbel von *Tanystropheus conspicuus* aus dem oberen Muschelkalk von Deutschland. In der nachfolgenden Beschreibung wird deshalb nur auf die Ansatzstellen der Muskulatur an den Wirbeln näher eingegangen (Fig. 35).

1. Atlas

Der Atlas besteht aus einem Pleurozentrum, paarigen Atlasbogen und einem unpaaren Interzentrum (WILD 1973). Auf den als leicht gebogene kräftige Spangen geformten Atlasbogen sind markante Längskanten ausgebildet (Massa lateralis SIEBENROCK 1894). An diesen Längskanten inserierten, in Analogie zu den rezenten Echten, die Muskelfasern des *M.obliquus capitis inferior* sowie des *M.semispinalis/spinalis cervicis*. Aufgrund der massiven Kante kann geschlossen werden, dass der *M.obliquus capitis inferior* bei *Tanystropheus* kräftig ausgebildet war.

Cranial sind die Atlasbogen zu einem kräftigen Fortsatz ausgezogen (Cornu atlanticum nach VIRCHOW 1914 b), an dem Muskelfasern des eventuell vorhandenen *M.obliquus capitis superior* ihren Ursprung nehmen konnten.

Ventral der dominierenden Längskante ist ein kleiner Höcker ausgebildet an dem Teile des *M.longissimus cervicis* und eventuell ebenfalls Teile des *M.ilio-costalis cervicis* inserierten.

2. Halswirbel II - XII

Nur wenige Strukturen der Halswirbel von *Tanystropheus* sind als spezifische Muskelansatzstellen interpretierbar. Auf den Ventral- und Lateralfächen von Wirbelzentrum und Neuralbogen sind einige wenige Kanten ausgebildet (Fig. 35), an denen im wesentlichen die Muskelbündel der Transversospinalis- und Longissimussysteme ansetzen konnten.

2.1. Ventralkante (*Margo ventralis*) (Fig. 35): Die Ventralfläche des Axis besitzt eine kräftige, midventrale Kante, die sich entlang der gesamten Wirbel-

unterseite erstreckt. An ihr nahmen die vorderen Teile des *M. rectus capitis anterior* ihren Ursprung. Eventuell inserierten hier auch die vordersten Muskelbündel des *M. longus colli* (*M. subvertebralis* und *M. pars capitis* und *cervicis* nach WILD (1973), der dem *M. subvertebralis pars capitis et cervicis* nach HOFFSTETTER & GASC (1968)) entspricht.

Die Ventralkanten der nächstfolgenden Halswirbel sind stark reduziert und meistens nur noch gegen die Enden der Wirbelzentren leicht abgesetzt. Bei den Halswirbeln ausgewachsener Individuen sind die Ventralkanten nur noch in Einzelfällen vorhanden. Die im Bereich der mittleren und hinteren Halswirbel ausgebildete subvertebrale Muskulatur war demzufolge sicher schwach, insbesondere diejenige der grosswüchsigen Individuen.

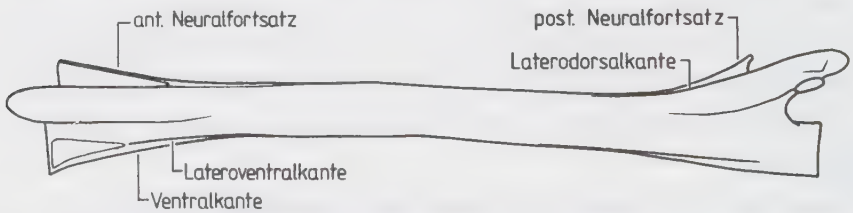


Fig. 35 : Schematische Zeichnung der Insertionskanten der Halsmuskulatur eines mittleren Halswirbels von *Tanystropheus longobardicus*

2.2. Lateroventralkante (Margo inferior) (Fig. 35): Die lateroventral gelegene Margo inferior ist bei den meisten Halswirbeln kräftig. Ausgehend vom Hinterende der Rippenapophyse erstreckt sie sich entlang dem gesamten Wirbelzentrum und verflacht gegen das Hinterende des Wirbels. Infolge der kräftigen Kanten erhalten die Halswirbel von *Tanystropheus* einen abgerundet dreieckigen Querschnitt mit einer stark abgeplatteten Ventralfläche. An der Margo inferior setzten im vorderen Bereich der Halswirbelsäule Muskelfasern des *M. rectus capitis anterior* an, eventuell auch noch Teile des *M. longus colli*. An den restlichen Abschnitten der Kanten inserierten wohl in der Hauptsache Muskelfasern, Sehnen und Bindegewebe der medialen intercostalen Muskulatur, denn die sehr langen und dünnen Halsrippen ziehen in unmittelbarer Nähe der Lateroventralkanten nach

caudal. Die intercostale Muskulatur dürfte jedoch insgesamt eher schwach entwickelt gewesen sein, denn die Halsrippen bieten keine Ansatzflächen für kräftige Muskelbündel.

2.3. Zygapophysen: Die Zygapophysen ragen meist einiges über die Wirbelzentren hinaus. Ausgehend von den Ventralkanten der Zygapophysen ziehen scharf abgesetzte Kanten entlang der Wirbel nach vorn oder hinten (Fig.35). Gegen die Mitte der Wirbel zu verflachen diese Kanten. Nur bei wenigen Wirbeln persistiert eine leicht abgesetzte Kante entlang der gesamten Lateralfläche, so dass es zu einer Verbindung der Prä- und Postzygapophysen eines Wirbels kommt. In den meisten Fällen ist die Ventralkante der Präzygapophyse viel kräftiger als diejenige der Postzygapophyse. An diesen Kanten setzten in erster Linie die Muskelfasern der Mm.intertransversales an.

Da die Zygapophysen nach cranio-caudal ausgerichtet sind, können keine eigentlichen, nach lateral abgesetzten Zygapophysenflügel abgegrenzt werden. Die Muskelbündel des M.longissimus, die bei rezenten Echsen dort ihren Ursprung nehmen, müssen deshalb bei *Tanystropheus* leicht verschobene Ursprungsstellen gehabt haben. Wahrscheinlich bildeten die oben beschriebenen Ventralkanten der Zygapophysen die Ansatzstellen für den M.longissimus.

2.4. Laterodorsalkante (Margo lateralis) (Fig. 35): Die Verlängerungen der Dorsalkanten der Zygapophysen sind oftmals als durchgehende, leicht abgesetzte Kanten ausgebildet. Vor allem im Bereich der Präzygapophysen sind sie sehr kräftig entwickelt. Zwischen der Laterodorsalkante und dem medial davon gelegenen, vorderen Neuralfortsatz kommt es zur Ausbildung einer tiefen Mulde. In dieser Mulde und den sie begrenzenden Kanten setzten die sehr kräftigen intervertebralen Muskeln an, im speziellen die Muskelbündel der Mm.interarcuales.

Da ja, wie schon weiter oben erwähnt, keine eigentlichen Postzygapophysenflügel ausgebildet sind, müssen die Muskelbündel des M.semispinalis und M.spinalis ebenfalls an den Laterodorsalkanten angesetzt haben.

Auf den Dorsalflächen der Postzygapophysen sind zum Teil kleine Höcker

ausgebildet, in gleicher Lage wie bei rezenten Echsen. An diesen Höckern inserierten wohl in erster Linie die Muskelbündel der *Mm.interarticularis* sowie eventuell auch noch Muskelbündel des *M.longissimus*.

2.5. Neuralfortsätze: Der Neuralfortsatz des Axis ist bei allen untersuchten Exemplaren kräftig. Er ist stark nach cranial ausgezogen und im vorderen Bereich leicht erhöht. Die Dorsalkante biegt vorn leicht nach ventral ab, in gleicher Weise wie dies bei rezenten Echsen beobachtet werden kann. Der am Neuralfortsatz des Axis ansetzenden occipitalen Muskulatur stand dadurch eine relativ grosse Ursprungsfläche zur Verfügung. Aufgrund der ausgedehnten Ursprungsfläche war die occipitale Muskulatur, insbesondere der *M.rectus capitis posterior* und *M.obliquus capitis inferior* (mit gleichfalls kräftiger Insertionskante am Atlasbogen), mit Sicherheit sehr kräftig entwickelt.

Die Neuralfortsätze der Halswirbel III - X sind alle mehr oder weniger reduziert. Bei den juvenilen Exemplaren (Expl. a)(Tafel 1) ist eine niedrige, jedoch bei allen Halswirbeln durchlaufende Neuralkante vorhanden. Bei den adulten, grosswüchsigen Individuen (Expl. i,q)(Tafel 2) sind nur noch an den Enden der Neuralbögen leicht abgesetzte Neuralfortsätze festzustellen. Dabei sind in den meisten Fällen nur die vorderen Erhöhungen als eigentliche Neuralfortsätze ansprechbar. Im hinteren Abschnitt des Neuralbogens sind reduzierte, noch geringfügig abgesetzte Kanten ausgebildet, deren Enden zu Spitzen ausgezogen sind. An diesen Spitzen setzte in erster Linie ein kräftiges *Ligamentum interspinale* an. Der, in Analogie zu den rezenten Echsen, am gleichen Ort über Sehnen inserierende *M.semispinalis* dürfte jedoch, in Ermangelung grösserer Insertionsflächen, schwach ausgebildet gewesen sein. Die vorderen Neuralfortsätze sind etwas kräftiger gebaut. Ihre Dorsalkanten sind leicht verbreitert. Es ist anzunehmen, dass auch die hier inserierenden Muskelbündel des *M.spinalis* schwach entwickelt waren. In erster Linie inserierten am vorderen Neuralfortsatz kräftige Muskelbündel der *Mm.interneurales* sowie das *Ligamentum interspinale*.

Der Neuralfortsatz des elften Halswirbels ist, im Vergleich mit den Neuralfortsätzen der vorderen Halswirbel, leicht erhöht. Beim Expl. k ist der

vordere Neuralfortsatz in etwa gleich hoch wie das zugehörige Wirbelzentrum. Meist ist auch eine auf der gesamten Wirbellänge sichtbare Neuralkante vorhanden. Eine Ausnahme bildet der elfte Halswirbel des Exemplares w, dessen Neuralfortsatz, verglichen mit den vorderen Halswirbeln desselben Exemplares, keinerlei Erhöhung aufweist.

Der Neuralfortsatz des zwölften Halswirbels gleicht in Form und Höhe schon den Neuralfortsätzen der nächstfolgenden Dorsalwirbel. Er ist hoch und über die gesamte Länge des Neuralbogens ausgedehnt. Er steht fast senkrecht auf dem Neuralbogen, ist also nicht so stark nach caudal geneigt wie die Neuralfortsätze der Dorsalwirbel.

Die etwas erhöhten Neuralfortsätze der zwei hintersten Halswirbel boten der in diesem Bereich ansetzenden Halsmuskulatur ausgedehntere Ansatzflächen. Die transversospinalen Muskeln, insbesondere der *M.semispinalis* und *M.spinalis*, waren in diesem Bereich sicher kräftiger ausgebildet als im vorderen Bereich der Halswirbelsäule.

3. Halsrippen: Die Halsrippen von *Tanystropheus* sind stark verlängert. Jeder Halswirbel, auch das Interzentrum des Atlas, trägt ein Rippenpaar (Tafel 2). Die Halsrippen sind morphologisch zweiköpfig, funktionell jedoch einköpfig (WILD 1973). Der Rippenkopf ist rechtwinklig abgebogen, so dass die schlanken, stark verlängerten Rippen parallel zu den Lateroventralkanten der Wirbelzentren nach caudal verlaufen. Die Rippenköpfe sind cranial zu einer kräftigen Spitze ausgezogen ("anterior prozess" BENTON 1984, 1985). An den Rippenköpfen setzte wohl der grösste Anteil der medialen intercostalen Muskulatur an.

Der Durchmesser der Rippen nimmt nach distal sehr schnell ab. Im vorderen Bereich der Wirbelsäule sind jedoch bei einigen Individuen Rippenverbreiterungen im Bereich der intervertebralen Gelenke festzustellen (Expl. q).

Diese Verbreiterungen weisen auf eine statische Verstärkung der Halswirbelsäule in ihren Gelenken hin.

Die einzelnen Rippen sind nur in Einzelfällen vollständig erhalten. Die Enden sind sehr dünn und schlecht erhalten oder schlecht zu präparieren. Die Halsrippen können jedoch Längen bis zu 100 cm erreichen, was einem Mehrfachen der Länge des jeweils zugehörigen Halswirbels entspricht.

Die Halsrippen lagen wohl in engem Kontakt parallel nebeneinander, so dass die zwischen ihnen vorhandene intercostale Muskulatur nur schwach ausgebildet sein konnte. Insgesamt scheinen jeweils mehrere Halsrippen gebündelt gewesen zu sein und entlang der lateroventralen Kanten der Halswirbel nach hinten zunehmend kräftiger werdende Stäbe gebildet zu haben.

Die Verbindung der Halsrippen mit den Halswirbeln scheint sehr starr gewesen zu sein. Die Gelenkflächen an den Halswirbeln sind eingetieft und die Gelenkflächen der Rippen greifen in diese Vertiefungen hinein (WILD 1973). Infolge ihrer im Bezug zum Durchmesser extremen Länge waren die einzelnen Halsrippen einigermaßen elastisch verformbar (Tafel 2).

4. Thorakalwirbel: Die vordersten zwei Thorakalwirbel sind, verglichen mit den restlichen Dorsalwirbeln, noch leicht verlängert (WILD 1973). Die Wirbelzentra sind stark eingeschnürt. Durch die starke Einschnürung wird die Ventralfläche der Wirbelzentra abgerundet. Es sind jedoch keine eigentlichen Ventralkanten ausgebildet.

Die kräftigen Neuralfortsätze der Dorsalwirbel sind in etwa gleich hoch wie die zugehörigen Wirbelzentra. Sie sind alle gleich hoch. Eine zusätzliche Erhöhung der Fortsätze im vorderen Rumpfbereich, wie dies etwa bei grosswüchsigen Säugetieren oftmals beobachtet werden kann (KUMMER 1956), ist also nicht festzustellen. Die Dorsalkanten der Neuralfortsätze sind etwas verbreitert und aufgeraut, was auf eine Knorpelbedeckung hinweist. Eine leichte Dorsalneigung der Neuralfortsätze ist bei allen Dorsalwirbeln zu beobachten.

G. Funktion der Halswirbelsäule bei *Tanystropheus*

1. Bewegungsmöglichkeiten zwischen den einzelnen Halswirbeln

Die Endflächen der Wirbelzentra der Halswirbel von *Tanystropheus* stehen nicht senkrecht zur Längsachse der Wirbelsäule, sondern sind leicht nach vorne gekippt. Die mit den Längsachsen der Wirbel gebildeten Winkel erreichen Werte zwischen 65° und 90° . WILD (1973) stellte die Hypothese auf, dass die Wirbelendflächen bei der Grundstellung der Halswirbelsäule senkrecht zur verlängerten Körperlängsachse stehen müssen. Aufgrund dieser Hypothese rekonstruiert WILD aus den Neigungswinkeln der Wirbelkörperendflächen für *Tanystropheus* eine um mindestens 15° zur Waagrechten nach aufwärts gerichtete Stellung der Halswirbelsäule.

Auch bei rezenten Echsen ist eine gleichartige Neigung der Wirbelkörperendflächen festzustellen. Die Wirbel sind jedoch in der Regel procoel und nicht amphicoel wie diejenigen von *Tanystropheus*. Die Neigung der Wirbelendflächen hat bei rezenten Echsen keine sichtbaren Auswirkungen auf die Grundstellung der Halswirbelsäule. Durch die asymmetrische Form von Kopf und Grube der Endflächen werden die Neigungswinkel ausgeglichen. Zwischen den amphicoelen Wirbeln von *Tanystropheus* waren mit Sicherheit Zwischenwirbelscheiben ausgebildet. Diese hatten wohl eine leicht asymmetrische Form, umso mehr als die Gruben der Wirbelkörperendflächen asymmetrisch gebaut sind. Es ist deshalb nicht gerechtfertigt, allein aufgrund der Neigung der Wirbelkörperendflächen, eine aufwärts geneigte Grundstellung der Halswirbelsäule zu postulieren.

2. Zygapophysen: Die Zygapophysen der Halswirbel von *Tanystropheus* überragen die Wirbelkörper an ihren Enden zum Teil in einem beträchtlichen Ausmass. Dadurch sind, auch bei vollständig horizontaler Ausrichtung der Gelenkflächen der Zygapophysen, erste Einschränkungen in der lateralen Auslenkung der Halswirbel gegeben. Die langgestreckten Zygapophysen umfassen die Halswirbel

dorsal in Form zweier Klammern und stabilisieren die Gelenke gegen laterale Bewegungen (Fig. 36).

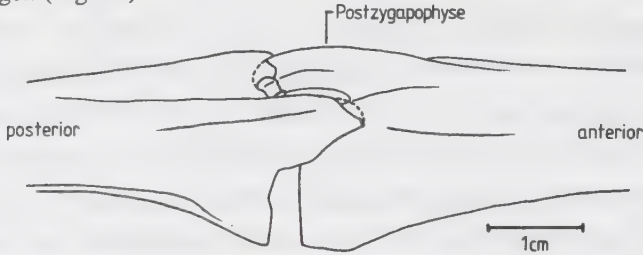


Fig. 36 : Laterale Stabilisierung des intervertebralen Gelenkes durch die Zygapophysen (Expl. T 2784)

Auf der Basis der Analyse der Gelenkflächenstellung der Zygapophysen sollten exakte Angaben über die Bewegungsmöglichkeiten der Halswirbelsäule möglich werden (VIRCHOW 1914 a,b). Eine solche Bewegungsanalyse wurde von WILD (1973) anhand vollkörperlich erhaltenen Wirbeln von *Tanystropheus conspicuus* durchgeführt. Als Quintessenz ergab sich eine S-förmig geschwungene, aufgerichtete Stellung ("Normalstellung") der Halswirbelsäule. Winkelmessungen an den Gelenkflächen der Zygapophysen der Halswirbel dienten als wichtigste Evidenzen für diese hypothetische Halsstellung. Gemessen wurden einerseits die Winkel, welche die Gelenkflächen mit der Frontalebene einschliessen (Winkel α), andererseits die Gelenkfortsatzwinkel (VIRCHOW 1907,1910), d.h. die Winkel, welche die Gelenkflächen in einer Vertikalebene zur Längsachse des Wirbels miteinander einschliessen (Winkel β) (Fig. 37).

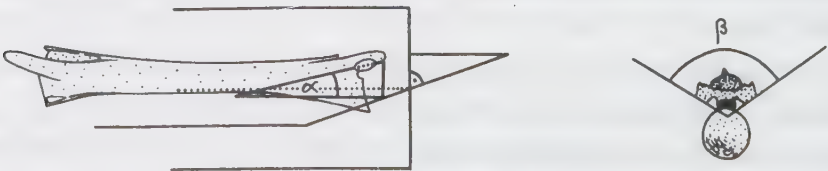


Fig. 37 : Gemessene Winkel der Gelenkflächen der Zygapophysen (α = Neigungswinkel zur Frontalebene; β = Gelenkfortsatzwinkel)

Die Gelenkfortsatzwinkel (β) zeigen kontinuierlich abnehmende Messwerte zwischen dem zweiten und zehnten Halswirbel (Tab. 5).

Tab. 5 : Gelenkfortsatzwinkel (β) der Halswirbel von *T. conspicuus* (nach WILD 1973)

	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	1.Th.
vorne	145°	-	-	-	135°	-	-	-	140°	?150°	125°
hinten	140°	-	130°	-	135°	125°	120°	110°	130°	?140°	125°

Einem kleinen Gelenkfortsatzwinkel entspricht eine steile Stellung der Gelenkflächen der Zygapophysen. Nach WILD (1973) wird durch diese Steilstellung der Gelenkflächen die Rotation der Halswirbel um ihre Längsachse begünstigt, entsprechend dem Radiustypus eines Wirbels (nach VIRCHOW 1907, 1910a,b, 1913, 1914a,b, 1915a,b). Gleichzeitig mit der Verringerung des Gelenkfortsatzwinkels divergieren die Gelenkflächen nach aussen. Deren laterale Verlagerung bewirkt nun aber eine starke Einschränkung der Rotation um die Wirbellängsachse. Die Vorteile der Steilstellung der Gelenkflächen wird im günstigsten Fall mehr als kompensiert. Bei *Tanystropheus* ist die laterale Verlagerung der Gelenkflächen der Halswirbel insgesamt eher untergeordnet. Die Zygapophysen sind mehr oder weniger cranio-caudal ausgerichtet, und eigentliche "Zygapophysenflügel" fehlen. Um Rotationsbewegungen um die Wirbellängsachsen zu verhindern, müssen demzufolge weitere spezifische Bildungen der Halswirbelsäule ausgebildet sein. Die ventro-lateral der Wirbel liegenden Halsrippen sowie die kräftige intervertebrale Muskulatur (Mm.interneurales, Mm.interarcuales) können in diesem Sinn interpretiert werden.

Durch die steilere Stellung der Gelenkflächen der Zygapophysen ist jedoch die Möglichkeit verstärkter sagittaler Flexion gegeben. Im hinteren Bereich der Halswirbelsäule scheint also eine Dorsalbiegung leichter möglich gewesen zu sein als in deren vorderen Bereich. Die zwei hintersten Halswirbel zeigen nun aber ausge-

rechnet eine leichte Erweiterung des Gelenkfortsatzwinkels, obwohl nach WILD ja gerade in diesem Bereich die stärkste Dorsalbiegung der Halswirbelsäule auftreten sollte.

Die Werte für die Neigungswinkel auf die Frontalebene (Winkel α) nehmen von vorne nach hinten zu (Tab. 6).

Tab. 6 : Neigungswinkel (α) der Gelenkflächen der Zygapophysen auf die Frontalebene bei *T.conspicuus* nach WILD (1973)

	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	1.Th.
vorne	180°	-	175°	-	-	-	-	170°	170°	?170°	180°
								-180°			
hinten	15°	20°	15°	-	10°	20°	35°	30°	25°	?30°	0°

Nach WILD (1973) ergeben sich, bei paralleler Ausrichtung der Gelenkflächen, Winkel bis zu 45° zwischen zwei benachbarten Halswirbeln. Basierend auf diesen relativ grossen Abknickungswinkeln, rekonstruierte WILD für *Tanystropheus* eine S-förmig gebogene Halswirbelsäule als "Normalstellung".

Bei der Interpretation der Neigungswinkel auf die Frontalebene (Winkel α) sind jedoch noch einige Punkte relativierend miteinzubeziehen. Bei paralleler Ausrichtung der Gelenkflächen werden nicht diese selbst, sondern deren Schnittlinien mit einer zur Medianebene parallelen Ebene, parallel ausgerichtet (siehe auch Fig. 37). Daraus folgt, dass die eigentlichen Gelenkflächen nicht zwangsläufig ebenfalls parallel ausgerichtet sein müssen.

Hinzu kommen die Veränderungen der Längen-Breiten Indizes der Gelenkflächen. Letztere werden von vorne nach hinten relativ breiter. Sie sind ausserdem grösstenteils nicht plan, sondern leicht konvex. Genaue Winkelmessungen sind dadurch erschwert, ebenso deren wirklich parallele Ausrichtung. Die Gelenkflächen können demzufolge ohne weiteres auch schon bei wesentlich kleineren

Neigungswinkeln als den maximal eruierten parallel zueinander zu liegen kommen.

Werden diese Einschränkungen vollumfänglich berücksichtigt, so ist die S-förmige "Normalstellung" der Halswirbelsäule, und insbesondere deren starke Abknickung im hintersten Abschnitt, keineswegs zwingend. Eine voll funktions-tüchtige Stellung der Gelenkflächen der Zygapophysen ist auch bei horizontaler Halsstellung gegeben.

Bei der Rekonstruktion der Halsstellung wurden von WILD nur die bei den hinteren Halswirbeln gemessenen Neigungswinkel voll in die Analyse mitein-bezogen. Wird die "flächenparallele" Ausrichtung der Gelenkflächen für alle Hals-wirbel gefordert, dann resultiert eine vollständig andere Stellung der Halswirbel-säule (Fig. 38). Letztere ist dann auch im vordersten Abschnitt sehr stark dorsal gekrümmt, und das Gesamtbild entspricht in etwa der postmortalen Stellung der Halswirbelsäule vollständig erhaltener Exemplare von *Tanystropheus* (Tafel 1,2).

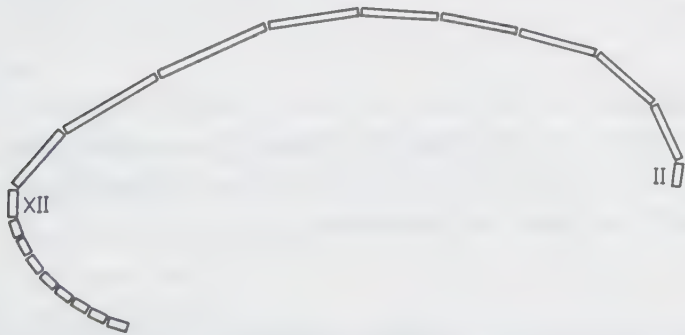


Fig. 38 : Aus allen Neigungswinkeln rekonstruierte dorsale Biegung der Halswirbelsäule von *Tanystropheus*

Dies zeigt, dass extreme Abknickungswinkel zwischen den einzelnen Hals-wirbeln erreicht werden können. Sie entsprechen jedoch nicht dem normalen physiologischen Rahmen. Bei vielen, der im Verband erhaltenen Skelette von *Tanystropheus longobardicus*, ist ausserdem eine leichte Trennung benachbarter

Halswirbel im Bereich der stärksten Abknickung der Halswirbelsäule zu beobachten. Dies weist ebenfalls darauf hin, dass eine extrem unphysiologische Belastung der intervertebralen Gelenke bei postmortaler Krümmung der Halswirbelsäule auftrat.

Vergleichsmessungen an den Halswirbeln von *Varanus* ergaben, dass die Gelenkflächen ebenfalls leicht zur Frontalebene geneigt sind (Tab. 7). Die daraus resultierenden Werte für die Abknickungswinkel zwischen den Halswirbeln liegen zwischen 0° und 15° . Die Halswirbelsäule von *Varanus* weicht deswegen jedoch nicht aus ihrer horizontalen Ruhestellung ab.

Tab. 7 : Neigungswinkel (α) der Gelenkflächen zur Frontalebene bei *Varanus*

	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	1.Th.
vorne		180°	180°	180°	180°	180°	180°	180°	185°
hinten	5°	10°	10°	10°	10°	5°	10°	10°	15°

3. Halsrippen: Die Halsrippen von *Tanystropheus* sind stabförmig, dünn und extrem verlängert. Sie erstrecken sich entlang der Lateroventralkanten der Halswirbel (Fig. 39). Durch ihren engen Kontakt untereinander bilden sie auf jeder Seite der Halswirbelsäule ein Rippenbündel.



Fig. 39 : Rekonstruierte Lage der Halsrippen bei *Tanystropheus longobardicus*

Eine einzelne Rippe für sich genommen, ist elastisch. Bei einigen Exemplaren (z.B. Expl. q) von *Tanystropheus* sind die Rippen in gebogenem Zustand erhalten. WILD (1973) schliesst daraus auf eine sehr grosse Elastizität der Halsrippen und

postuliert, dass bei Bewegungen der gesamten Halswirbelsäule die Rippen einer starken Torsion unterworfen waren. Die Halsrippen bilden jedoch der Halswirbelsäule anliegende Rippenbündel. Diese Bündel sind nicht mehr in demselben Ausmass verformbar wie eine einzelne Halsrippe, sondern wirken als schwer verformbare, starre Stäbe. Im Vergleich der Anordnung der Halsrippen bei *Tanystropheus* mit derjenigen verknöchelter Sehnen im Schwanz von *Rhamphorhynchus* (DÖDERLEIN 1929) zeigen sich keinerlei Übereinstimmungen. Bei *Rhamphorhynchus* sind die dünnen, knöchernen Sehnen gleichmässig um die gesamte Schwanzwirbelsäule angeordnet und nicht gebündelt. Eine Torsion der Halsrippen von *Tanystropheus*, in gleicher Weise erfolgend wie die Torsion der knöchernen Schwanzsehnen von *Rhamphorhynchus*, wie dies von WILD (1973) postuliert wurde, ist deshalb unwahrscheinlich.

Die Halsrippen waren untereinander sicher durch Sehnen, Bindegewebe und, wahrscheinlich nur im medialen Bereich, durch etwas stärkere Muskulatur verbunden. Eine muskuläre Verbindung dürfte vor allem zwischen den medialen Kanten der Rippenbündel und den Lateroventralkanten der Halswirbel ausgebildet gewesen sein.

Die Verbindung der Rippen mit den Halswirbeln war wahrscheinlich relativ starr, da die Gelenkfacetten eingetieft sind (WILD 1973).

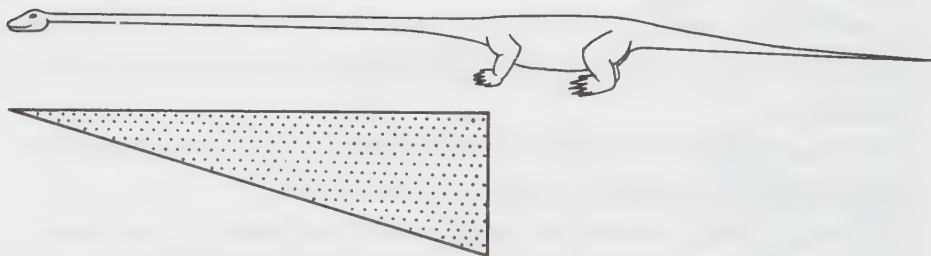
Die Halsrippenbündel sind ohne weiteres als Schutzkorsett für Blutgefässe, Luft- und Speiseröhre interpretierbar (WILD 1973). Sie waren jedoch nicht stark verformbar. Eine statische Stützung einer S-förmig gebogenen Halswirbelsäule war durch sie nicht gegeben.

Wegen ihrer extremen Länge überspringen die einzelnen Halsrippen mehrere hintereinanderliegende intervertebrale Gelenke. Die Anzahl Rippen pro intervertebralem Gelenk wird dadurch von vorne nach hinten zunehmend grösser (Tab.8). Die statische Unterstützung der Abscherungszonen zwischen den einzelnen Halswirbeln wird so, bei horizontaler Stellung der Halswirbelsäule, wesentlich verstärkt.

Tab. 8 : Anzahl Halsrippen pro intervertebralem Gelenk

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	1.Th.
1	2	2	2	3	3	3	3	3-(4)	4	4	(3)-4	

Durch Verbreiterung der Halsrippen im Bereich der intervertebralen Gelenke erfolgt eine zusätzliche Stützung der Halswirbelsäule. Im vorderen Bereich der Halswirbelsäule sind diese Verbreiterungen oftmals gut sichtbar (Expl. q, Tafel 2, siehe auch WILD 1973). Der nach hinten zunehmenden Biegebeanspruchung auf die Halswirbelsäule, entspricht die ebenfalls zunehmende Anzahl Rippen pro intervertebralem Gelenk (Fig. 40).

Fig. 40 : Biegebeanspruchung auf die Halswirbelsäule von *Tanystropheus*

Die Halsrippen, vor allem in ihrer Anordnung als Rippenbündel, sind im Sinne baustatischer Konzepte interpretierbar. Ein Rippenbündel bildet, im Rahmen eines statischen Konzeptes, einen Druckstab (Fig. 41).

Diese Druckstäbe reduzieren zu einem grossen Teil die durch die Gravitationskraft hervorgerufenen Biegebeanspruchungen auf die Halswirbelsäule.



Fig. 41 : Modellvorstellung der gebündelten Halsrippen als Druckstab

Genauer betrachtet ist eigentlich nicht nur ein einzelner Druckstab entlang der gesamten Halswirbelsäule ausgebildet, sondern ein Bündel von Druckstäben, das aber erst in seiner Gesamtheit als Stütze der Wirbelsäule wirksam wird (Fig. 42). Die Halswirbelsäule besteht auch nicht aus einem einheitlich gebauten Balken, sondern ist in mehrere, aneinandergereihte Kompartimente, die einzelnen Halswirbel, gegliedert. Die Druckstäbe allein reichen nicht aus, um der Halswirbelsäule in horizontal gestreckter Stellung genügend Halt zu geben. Zusätzliche Strukturen müssen ausgebildet sein, um eine Abscherung zwischen den Halswirbeln zu verhindern. Dorsal zwischen den stark reduzierten Neuralfortsätzen sind die intervertebralen Muskeln und das Ligamentum interspinale aufgespannt. Sie können innerhalb des baustatischen Konzeptes als Zuggurtungen interpretiert werden (Fig.42). Die Scherkräfte in den Gelenken werden so stark reduziert (NACHTIGALL 1971). Die interspinalen Muskeln (Mm.interneurales und Mm.interarcuales) sowie die Ligamente waren bei *Tanystropheus* im Halsbereich sehr kräftig ausgebildet.

Mit den Halsrippen, in ventro-lateraler Lage, als Druckstäbe und den interspinalen Ligamenten und Muskeln, in dorsaler Lage, als Zuggurtungen sind die

Halswirbel gegen ventrale Abscherung gesichert (Fig. 42). Gleichzeitig wird die Biegebeanspruchung auf die Halswirbelsäule auf ein Minimum reduziert.

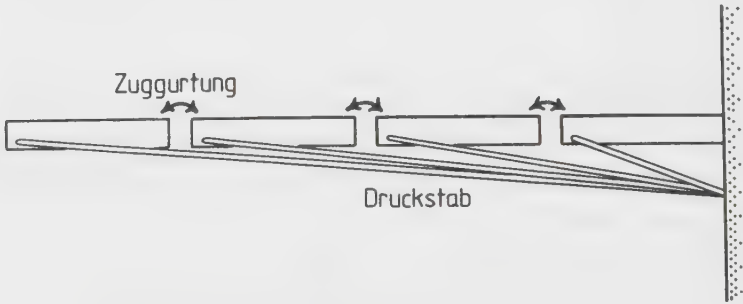


Fig. 42 : Idealisiertes Schema der Konstruktion der Halswirbelsäule bei *Tanystropheus*

4. Neuralfortsätze: Aufgrund ihrer extremen Länge, bedarf es sehr kräftiger Muskulatur, um die Halswirbelsäule dorsal durchzubiegen. Um eine genügend verstärkte Muskulatur zu gewährleisten, müssen Ursprungs- und Insertionsflächen an den Halswirbeln vergrößert sein. Bei absoluter Grössenzunahme der Tiere ist zu berücksichtigen, dass die Muskelmasse in der dritten Potenz anwächst, während sich die Ansatzflächen gleichzeitig nur in der zweiten Potenz ausdehnen. Um ein Gleichgewicht zwischen absoluter Grössenzunahme und Muskelmasse aufrecht zu erhalten, müssen die Muskelansatzflächen stark positiv allometrisch wachsen, oder es müssen günstigere Hebelarme für die ansetzenden Muskeln geschaffen werden. Bei *Tanystropheus* sind in keiner Weise Grössenkompensationen der Muskelansatzstellen zu beobachten. Im Gegenteil, die Halswirbel ausgewachsener Individuen zeigen stärker reduzierte Neuralfortsätze im Vergleich mit juvenilen Tieren. An den Neuralfortsätzen inserieren jedoch gerade die kräftigsten Flexoren der Halswirbelsäule (*M.semispinalis*, *M.spinalis*). Insgesamt ist also gar eine Verkleinerung der Ansatzflächen der Halsmuskulatur gegeben, die Transverso-spinalismuskulatur demzufolge nur schwach ausgebildet.

Die zwei hintersten Halswirbel zeigen zwar etwas kräftigere Neuralfortsätze, die ansetzende Muskulatur war jedoch trotzdem nicht genügend stark, um eine starke dorsale Flexion der Wirbelsäule zu gewährleisten.

Auch die zweite Möglichkeit der Kompensation, die Verlängerung der Hebelarme für die Halsmuskulatur, ist bei *Tanystropheus* nicht gegeben. Die Neuralfortsätze der Halswirbel sind auch in ihrer Höhe sehr stark reduziert. Bei grosswüchsigen Säugetieren mit oftmals schwergewichtigem Schädel fällt auf, dass die Neuralfortsätze der hintersten Hals- und vordersten Thorakalwirbel oft stark erhöht sind (KUMMER 1956). Dadurch werden die Ansatzflächen für die Halsflexoren wesentlich vergrössert und günstigere Hebelarme geschaffen. Bei *Tanystropheus* sind nun, neben den reduzierten Neuralfortsätzen der Halswirbel, auch diejenigen der vordersten Dorsalwirbel nicht zusätzlich verlängert.

Eine dorsale Flexion der Halswirbelsäule wird nicht nur durch deren Eigengewicht und deren extreme Länge erschwert, sondern auch durch die stabförmig ausgebildeten Halsrippenbündel. Diese müssten der Dorsalbiegung des Halses folgen. Sie sind jedoch als starre Konstruktionen ausgelegt. Die schwache Halsmuskulatur müsste also noch zusätzlichen Widerstand überwinden, um die Halswirbelsäule in eine S-förmig gebogene Stellung zu bringen.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass aus dem Bau der Gelenkflächen der Halswirbel sowie aus der Anordnung der Halsrippen auf eine starre, horizontal ausgerichtete Halswirbelsäule geschlossen werden muss. Infolge der stark reduzierten Neuralfortsätze kann nur eine schwach ausgebildete Beugermuskulatur vorhanden gewesen sein. Eine S-förmig geschwungene Halsstellung (WILD 1973) als "Normalstellung" ist deshalb abzulehnen.

I. Ökologische Betrachtungen

1. Terrestrische Lebensweise

An Land sind alle Körperteile der Gravitationskraft ausgesetzt. In aufrecht stehender Haltung, bei der nur die Gliedmassen den Boden berühren, muss der Körper von *Tanystropheus*, unabhängig von der Halsstellung, immer in einem statischen Gleichgewicht gewesen sein. Selbst bei vollständig horizontal nach vorne gestrecktem Hals durfte *Tanystropheus* nicht umkippen. Auch bei langsamer Fortbewegung sollte in den meisten Bewegungsphasen das Gleichgewicht erhalten geblieben sein.

Wie aus Berechnungen des statischen Gleichgewichts hervorgeht (gleiche Ausgangswerte wie bei WILD 1973), war bei horizontaler Stellung der Halswirbelsäule die Belastung der vorderen und hinteren Extremitätenpaare fast gleich gross (Vorderextremität 33,8 kp; Hinterextremität 33,1kp). Es war *Tanystropheus* also ohne weiteres möglich, die Halswirbelsäule vollkommen horizontal ausgestreckt zu halten, die von KUMMER aus statischen Überlegungen heraus (1975) postulierte "Schwanenhalsstellung" (Fig.43) ist deshalb keinesfalls zwingend.

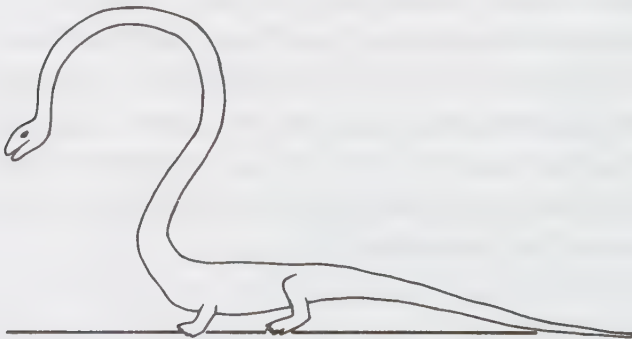


Fig. 43 : Stellung der Halswirbelsäule die maximal eingenommen werden kann, ohne dass *Tanystropheus* nach vorne umkippt (nach KUMMER 1975)

Wird die Halswirbelsäule aus der horizontalen in eine senkrechte Stellung gebracht, verlagert sich der Schwerpunkt des Tieres nach hinten. Dadurch werden die Vorderextremitäten entlastet. Nach WILD (1973) konnten diese somit andere Funktionen übernehmen, z.B. Graben (nach KUHN-SCHNYDER 1959). Bei senkrechter Stellung der Halswirbelsäule würden, im Gegensatz zur horizontalen Stellung, auch geringere Muskelkräfte verlangt, um diese aufrechtzuerhalten (WILD 1973). Damit könnte wenigstens zum Teil die schwache Ausbildung der Halsmuskulatur erklärt werden. Dabei stellt sich aber das Problem, dass zwar die Aufrechterhaltung einer senkrechten Stellung weniger Muskelkraft verlangt hätte, die Halswirbelsäule jedoch erst aus der horizontalen in die vertikale Stellung hätte gebracht werden müssen. Um diese Bewegung auszuführen, müsste jedoch die Halsmuskulatur kräftig ausgebildet gewesen sein, umso mehr als neben dem Eigengewicht auch noch der Biege Widerstand der Halsrippenbündel zu überwinden war. Wie jedoch schon im Vorhergehenden gezeigt wurde, war die Halsmuskulatur bei *Tanystropheus* relativ schwach entwickelt. Es ist deshalb nicht damit zu rechnen, dass *Tanystropheus* seine Halswirbelsäule, trotz gewisser statischer Vorteile, in aufrechter Stellung getragen hat. Bei terrestrischer Lebensweise ist die horizontale Stellung der Halswirbelsäule viel wahrscheinlicher, da daraus eine gleichmässige Belastung der Extremitäten resultiert. Die Scherkräfte, die an der Halswirbelsäule auftraten, wurden durch die Halsrippenbündel, die interspinalen Ligamente sowie die intervertebralen Muskeln wirkungsvoll reduziert.

2. Aquatische Lebensweise

In einem aquatischen Milieu wird die auf den Körper wirkende Gravitationskraft durch den Auftrieb des umgebenden Mediums zum Teil kompensiert. Die bei terrestrischer Lebensweise notwendigen Stützstrukturen der Halswirbelsäule mussten deshalb bei aquatischer Lebensweise von *Tanystropheus* nicht in der gleichen Weise ausgebildet sein oder konnten in anderen Funktionsbereichen integriert werden.

Viele volllaquatische Reptilien, z.B. die Plesiosaurier (WILLISTON 1914), zeigen eine starke Verlängerung der Halswirbelsäule, die jedoch einzig auf einer Vermehrung der Halswirbel und nicht auf deren Verlängerung beruht. Bei *Tanystropheus* sind nur wenige zusätzliche Halswirbel ausgebildet; alle sind jedoch zum Teil extrem verlängert. Eine verlängerte Halswirbelsäule scheint in einem aquatischen Habitat von Vorteil zu sein. Durch die Vermehrung der Halswirbel wird die Gelenkigkeit und Beweglichkeit der Halswirbelsäule und damit die Reichweite des Kopfes verbessert. Beim Beutefang kann eine grössere Reichweite in lateraler und sagittaler Richtung von Vorteil sein.

Da jedoch die Verlängerung der Halswirbelsäule von *Tanystropheus* nur zu einem geringen Prozentsatz durch Vermehrung der Halswirbel erreicht wird, ist mit keiner starken Zunahme der Beweglichkeit zu rechnen. Bei starker Biegung der Halswirbelsäule hätten die Wirbel in ihren Gelenken unphysiologisch weit zu klaffen gedroht. Ausserdem wäre die Flexibilität der Halswirbelsäule infolge der spezifischen Anordnung der Halsrippen weiter stark herabgesetzt worden.

Scherkräfte in den intervertebralen Gelenken treten auch bei aquatischer Lebensweise auf, allerdings erst infolge der Fortbewegung. Wenn die Halswirbelsäule beim Schwimmen ein wenig aus der Fortbewegungsrichtung ausscherte, ist aufgrund des Wasserwiderstandes, mit einer starken Zunahme der Scherkräfte zu rechnen. Damit die Halswirbelsäule nicht einfach abgeknickt werden konnte, müssen versteifende Konstruktionen ausgebildet gewesen sein. Diese können prinzipiell ähnlich aufgebaut sein wie diejenigen, die in terrestrischer Umgebung wirksam sind. Es ist deshalb naheliegend, wiederum die Halsrippenbündel, die interspinalen Ligamente und Muskeln als wichtigste Versteifungsstrukturen der Halswirbelsäule zu deuten. Vor allem die Halsrippen verhinderten grosse laterale und dorsale Abscherungen innerhalb der Halswirbelsäule.

Die aus der verlängerten Halswirbelsäule resultierenden Vorteile standen also nicht primär in Bezug zum Nahrungserwerb, sondern in Bezug zur Lokomotion. Bei *Tanystropheus* entstand der Vortrieb in erster Linie durch Schlängelbewegungen der Rumpf- und Schwanzwirbelsäule. Der Vortrieb wurde eventuell

durch Paddelbewegungen der Hinterextremitäten verstärkt. Die horizontalen Ausrichtungen der Zygapophysengelenkflächen der Schwanzwirbel zeigen deutlich, dass laterale Undulationen im Bereich der Schwanzwirbelsäule begünstigt wurden.

Ferner sind auch die Hinterextremitäten gut an eine aquatische Lebensweise angepasst. Im Vergleich mit den Vorderextremitäten sind sie deutlich verlängert (WILD 1973). KUHN-SCHNYDER (1959) erwog sogar die Möglichkeit der Ausbildung von Schwimmhäuten zwischen den Zehen.

Tanystropheus repräsentiert mit seiner horizontal ausgerichteten, versteiften Halswirbelsäule in nahezu idealer Weise den Typ des axial-subundulatorischen Schwimmers (REIF 1981, BRAUN & REIF 1982, 1985). Dieser Lokomotionstypus, abgeleitet aus den bei Fischen vorkommenden Fortbewegungsweisen (LINDSEY 1978), zeigt als wichtigstes Merkmal einen versteiften vorderen Körperabschnitt. Der Vortrieb erfolgt mittels lateralen Schlängelbewegungen des hinteren, unversteiften Körperabschnittes. Ein Vorteil, der aus diesem Lokomotionstyp resultiert, ist eine bessere Ausrichtung des Kopfes (BLIGHT, 1977). Wäre die Halswirbelsäule nicht versteift, dann könnten die Schlängelbewegungen der Rumpf- und Schwanzwirbelsäule ungehindert auf die Halswirbelsäule übergreifen. Die Folgen wären verstärkte laterale Pendelbewegungen des Kopfes beim Schwimmen sowie ein Energieverlust in der Vorwärtsbewegung. Ein zielgerichtetes Ansteuern und Erfassen der Beute würde dadurch weitgehend verunmöglicht. Infolge der Versteifung der Halswirbelsäule sind keine grossräumigen seitlichen Bewegungen des Kopfes mehr möglich. Ein sich frontal des Kopfes befindendes Beutetier kann besser erfasst und angesteuert werden.

Die versteifte, verlängerte Halswirbelsäule von *Tanystropheus* konnte weitere, bei der Nahrungsaufnahme vorteilhafte Funktionen übernehmen. Der terrestrisch lebende *Varanus* zeigt ein spezielles Verhaltensmuster der Nahrungsaufnahme, das "kinetic inertial feeding". Der Schlingvorgang geht folgendermassen vor sich: Die Beute wird einen Augenblick losgelassen, währenddessen der Kopf zum erneuten Biss nach vorn schnellte. Infolge der Trägheit der Beute bleibt diese an Ort, wird also absolut gesehen tiefer in den Schlund befördert (GANS 1961,

RIEPPPEL 1979). Bei voll aquatischen Reptilien ist die Anwendung des "kinetic inertial feeding", insbesondere unter Wasser, stark eingeschränkt (GANS 1969). Beim Beschleunigen des Schädels entsteht durch das umgebende, träge Medium ein grosser Widerstand. Dieser muss durch grössere Muskelkraft überwunden werden. Deshalb sollte die beteiligte Halsmuskulatur zusätzlich verstärkt sein. Bei *Varanus* ist dies der Fall, ist doch dessen Halsmuskulatur, verglichen mit *Iguana*, insgesamt kräftiger ausgebildet (siehe Kapitel Muskulatur).

Für *Tanystropheus* wird nun ebenfalls die Ausübung des "kinetic inertial feeding" in Betracht gezogen. Dies erscheint auf den ersten Blick nicht gerechtfertigt, insbesondere aufgrund der stark reduzierten Halsmuskulatur. Es ist jedoch in Betracht zu ziehen, dass durch den Auftrieb des Mediums die Halsmuskulatur weitgehend entlastet wurde. Dadurch war es möglich, die Halswirbelsäule vor allem im hintersten Abschnitt leicht durchzubiegen. Die Stellung der Gelenkflächen der Zygapophysen in diesem Bereich zeigen eine deutliche Bevorteilung sagittaler Flexion. Bei *Varanus* ist eine ähnliche Bevorteilung sagittaler Flexion ebenfalls festzustellen. Weiter ist es auffallend, dass *Varanus*, bei dem "kinetic inertial feeding" beobachtet wird, ebenfalls eine verlängerte Halswirbelsäule besitzt.



Fig. 44 : Schematische Darstellung des "kinetic inertial feeding" bei *Tanystropheus*

Als Folge einer leichten Dorsalbiegung der Halswirbelsäule in deren hinterstem Abschnitt wurden die Halsrippenbündel mitgebogen. Die in den gebogenen Halsrippenbündeln gespeicherte, potentielle Energie konnte nun dazu benutzt werden,

den Kopf vorwärts zu beschleunigen. Dadurch wurde die Beute, unter Ausnützung ihrer Trägheit, relativ tiefer in den Schlund befördert (Fig. 44).

Theoretisch scheint die Anwendung des "kinetic inertial feeding" bei *Tanystropheus* durchaus möglich gewesen zu sein. Sicher war diese Fressstrategie nur von ruhenden oder sich langsam fortbewegenden Tieren anwendbar, da die Halsrippenbündel bei schneller Fortbewegung die Halswirbelsäule zu stabilisieren hatten. Der Hyoidapparat von *Tanystropheus* ist relativ stark reduziert. Die Zunge war deshalb wahrscheinlich klein und spielte eine untergeordnete Rolle bei der Nahrungsmanipulation. "Kinetic inertial feeding" wäre eine plausible Strategie, um den Fressvorgang trotz ineffektiver Zunge zu verbessern. Wie SMITH (1984) zeigen konnte, wird bei Eidechsen der Nahrungsstransport in der Mundhöhle durch zyklische Bewegungen der Zunge unterstützt. Eine Ausnahme bildet *Varanus*, bei dem der Nahrungstransport mittels "kinetic inertial feeding" erfolgt.

K. Diskussion

Wie aus den letzten zwei Kapiteln hervorgeht, weist das Konstruktionsprinzip der Halswirbelsäule auf eine voll aquatische Lebensweise von *Tanystropheus* hin. Ein Aufenthalt in terrestrischer Umgebung ist zwar vorstellbar, aber nur in stark eingeschränkter Form. Aktiver Insektenfang, wie von WILD (1973) postuliert, war infolge der starren Halswirbelsäule ausgeschlossen. Für eine voll aquatische Lebensweise von *Tanystropheus* sprechen auch Merkmale, die als physiologische Vorteile oder Anpassungen ans Wasserleben gedeutet werden können. Die hydrostatische Belastung des Kreislaufsystems wird in aquatischem Milieu stark reduziert. Die Sauerstoffversorgung des Gehirns von *Tanystropheus* war dadurch trotz der langen Halswirbelsäule gewährleistet. Infolge der verlängerten Halswirbelsäule ist die Kopf-Herz Distanz auf etwa die Hälfte der Gesamtlänge eines Tieres vergrössert. Bei der Untersuchung voll aquatischer Schlangen konnte nachgewiesen werden, dass die Kopf-Herz Distanz bis zu 43% der Gesamtlänge eines Tieres betragen kann (SEYMOUR & LITTIWHYTE 1976; SEYMOUR 1982). Im Vergleich dazu beträgt bei terrestrischen (arborealen) Formen die Kopf-Herz Distanz nur etwa 17% der Gesamtlänge. Die Werte für die Kopf-Herz Distanz bei *Tanystropheus* entsprechen in etwa den für voll aquatische Schlangen charakteristischen Grössen. Dies kann als ein weiterer Hinweis auf die aquatische Lebensweise von *Tanystropheus* gewertet werden. Bei der Interpretation der Kopf-Herz Distanz muss noch die Stellung der Halswirbelsäule berücksichtigt werden. Eine terrestrische Lebensweise von *Tanystropheus*, insbesondere mit der von WILD (1973) angenommenen S-förmige Stellung der Halswirbelsäule hätte zu grossen Belastungen des Kreislaufsystems bei der Durchblutung des Gehirns geführt. Der Kopf wäre nämlich bei senkrechter Stellung der Halswirbelsäule bis zu maximal drei Metern über den Körper angehoben worden. Infolge der dadurch entstandenen Belastungen auf das gesamte Kreislaufsystem ist damit zu rechnen, dass die Sauerstoffversorgung des Gehirns nicht mehr gewährleistet gewesen wäre. Bei aquatischer Lebensweise sowie beim Landgang mit horizontal aus-

gestreckter Halswirbelsäule reduzierten sich jedoch die Belastungen auf das Kreislaufsystem in grösserem Ausmass.

Die Vorstellung, dass *Tanystropheus*, vor allem dessen Jungtiere, terrestrisch lebten, ist eine Folge der Interpretation der Zahnstrukturen. Während dem ontogenetischen Grössenwachstum kommt es zu einem kontinuierlichen Wechsel von tricuspiden zu einspitzigen Zähnen. Dies lässt vermuten, dass die Jungtiere andere Nahrung bevorzugten als die Adulttiere, dass also ein Wechsel in der Diät stattfand. Nach WILD (1973) wären tricuspiden Zähne typisch für eine insectivore Ernährungsweise der Jungtiere und würden auf deren terrestrische Lebensweise hinweisen. Die einspitzigen Zähne sprächen hingegen für einen aquatischen Räuber. Daraus folgt, dass im Übergang vom Jugend- zum Adultstadium bei *Tanystropheus* neben dem Nahrungswechsel auch ein Milieuwechsel stattgefunden haben müsste. Mehrspitzige Zähne lassen sich jedoch auch bei eindeutig herbivoren, rezenten Echsen nachweisen. Auch *Amblyrhynchus*, die semiaquatische Meersechse, besitzt mehrspitzige Zähne. *Amblyrhynchus* ernährt sich in der Hauptsache von Meerestang, der in der Gezeitenzone von den Steinen abgenagt wird (EIBL-EIBESFELDT 1962, 1963). Es ist also ohne weiteres möglich, die tricuspiden Zähne der juvenilen Formen von *Tanystropheus* als Anpassung an eine herbivore Ernährung zu deuten (COX 1975). Mit der Geschlechtsreife der Tiere wäre es demnach zu einer Änderung in der Nahrungsgrundlage gekommen, ohne dass jedoch gleichzeitig ein Milieuwechsel notwendig geworden wäre. Während die Jungtiere sich vor allem von Algen ernährten, wäre die Vorzugsnahrung der Adulttiere Tintenfische gewesen, wie die Reste von Tintenfisch-Armhäkchen in erhaltenen Mageninhalten bezeugen (WILD 1973).

Die Analyse der Sedimente, aus welchen *Tanystropheus*reste bekannt geworden sind, liefern gleichfalls kontroverse Resultate. Die Grenzbitumenzone (Anis-Ladin) des Monte San Giorgio ist aufgebaut aus Wechsellagerungen stark bituminöser Tonschiefer mit leicht bituminösen Dolomiten. Die Sedimente sprechen eindeutig für ein marines Ablagerungsmilieu. Die neben *Tanystropheus* auftretenden Faunenelemente (Ichthyosaurier, Nothosauriden, viele marine Fische

und Wirbellose) bestätigen diesen Befund weitgehend. Ein untergeordneter terrestrischer Einfluss ist jedoch vor allem im Vorkommen terrestrischer Faunen- (Ticinosuchus) und Florenelemente (VOLTZIA) nachweisbar. Diese Reste treten insgesamt jedoch stark in den Hintergrund, so dass davon ausgegangen werden darf, dass im Bereich der Ausbildung der Grenzbitumenzone vollmarine Ablagerungsbedingungen herrschten. Das Sedimentationsbecken der Grenzbitumenzone wird von einem Riff-Lagunen-Komplex (Salvatoredolomit) begrenzt (ZORN 1971). Die wenigen terrestrischen Faunenelemente der Grenzbitumenzone dürften aus einem Küstenstreifen stammen, der jenseits des Riffes lag.

Wie die Analyse der weiteren Fundstellen von *Tanystropheus* zeigt, überwiegen die marinen Sedimente bei weitem. Die Reste von *Tanystropheus conspicuus* MEYER stammen aus dem oberen Muschelkalk, der ein mit der Grenzbitumenzone vergleichbares Alter aufweist. Die meisten Reste von *Tanystropheus antiquus* HUENE entstammen dem unteren Muschelkalk (WILD 1980b, 1984). Die Sedimente des Muschelkalkes sind marinen Ursprungs. Die einzigen Funde von *Tanystropheus* in stark terrestrisch beeinflussten Sedimenten stammen aus dem oberen Buntsandstein des Schwarzwaldes (ORTLAM 1967, 1974, WILD 1980a, b, 1984). Die von ORTLAM (1967) als *Tanystropheus longobardicus* beschriebenen Reste erwiesen sich bei späteren Untersuchungen als Reste von *Tanystropheus antiquus* (WILD 1980a). Die in den terrestrischen Ablagerungen des Buntsandsteines (MADER 1983, 1984) vorkommenden Reste sind in der Mehrzahl Reste juveniler Tiere. Dieser Befund ist für WILD (1980a, b, 1984) ein Indiz für die vorwiegend terrestrische Lebensweise der Jungtiere von *Tanystropheus*. Diese Interpretation kann, muss aber nicht zutreffend sein. Im Zeitraum der Ablagerung des oberen Buntsandsteins nimmt der marine Einfluss stetig zu. Teilweise sind im tieferen Bereich des oberen Buntsandsteins schon marine Ingressionen feststellbar (MADER 1984). Auch der mit dem oberen Buntsandstein gleichaltrige Grès à Voltzia der Vogesen zeigt erhebliche marine Einflüsse (GALL 1971). Der Schluss, dass die Jungtiere von *Tanystropheus antiquus* terrestrisch lebten, ist deshalb anzuzweifeln, vor allem auch die Erweiterung der Hypothese auf die Lebensweise

von *Tanystropheus longobardicus*. Ausserdem scheint die Halswirbelsäule von *Tanystropheus antiquus* nicht in gleichem Masse verlängert gewesen zu sein wie diejenige von *Tanystropheus longobardicus*. Beim Vergleich der Morphologie der Halswirbel sowie der Gesamtgrösse der Tiere scheint *Tanystropheus antiquus* grössere Ähnlichkeiten mit *Macrocnemus bassani* aufzuweisen als mit *Tanystropheus longobardicus*. Eine genaue Analyse ist nicht möglich, da von *Tanystropheus antiquus* nur wenige und meist sehr unvollständige Funde bekannt geworden sind.

Im Gegensatz zur einseitigen Altersverteilung der Reste von *Tanystropheus antiquus* aus dem Buntsandstein (WILD 1980a) zeigen die der Grenzbitumenzone entstammenden Reste von *Tanystropheus longobardicus* eine ausgewogene Altersverteilung. Dies kann anhand der Wachstumsallometrien nachgewiesen werden (WILD 1973). Zwar können nur die mehr oder weniger vollständigen Funde eindeutigen Altersstadien zugeordnet werden, doch scheint die mittlere Grössenklasse zu überwiegen. Es ist deshalb wahrscheinlich, dass eine natürliche Populationsstruktur vorliegt.

L. Schlussfolgerungen

Aus der Struktur der Halswirbel von *Tanystropheus longobardicus* lässt sich im Vergleich mit rezenten Echsen die ursprünglich vorhandene Halsmuskulatur rekonstruieren. Diese war sehr stark reduziert. Zusammen mit der Analyse der Bewegungsmöglichkeiten der einzelnen Halswirbel ergibt sich daraus ein funktionelles Gesamtbild der extrem verlängerten Halswirbelsäule. Die auf den Halsrippenbündeln basierende Versteifung der Halswirbelsäule hatte mit Sicherheit grossen Einfluss auf die Lebensweise von *Tanystropheus*. Es resultieren grosse Vorteile bei der Lokomotion in aquatischem Milieu. Die bei terrestrischer Lebensweise auftretenden Nachteile sind bei Jungtieren im Vergleich mit Adulten noch nicht so ausgeprägt, da das Wachstum der Halswirbelsäule stark positiv allometrisch verläuft. Die Halsmuskulatur der Jungtiere ist trotzdem schwach ausgebildet, und eine Versteifung der Halswirbelsäule durch die Halsrippen ist vorhanden. Eine veränderte Funktion der Halswirbelsäule bei den Jungtieren ist deshalb auszuschliessen. Die von WILD (1973) aufgestellte Hypothese, dass die geschlechtsreifen Individuen von *Tanystropheus* neben ihren Nahrungsansprüchen auch ihre Umweltansprüche änderten, muss zurückgewiesen werden. Eine Umstellung von herbivorer auf carnivore Ernährungsweise konnte ohne weiteres in aquatischem Milieu erfolgen. Die Veränderungen im Zahnbau wären damit in genügender Weise erklärt.

Die Morphologie der Knochen, die Umweltansprüche und die funktionellen Aspekte können in einem gesamtheitlichen Beziehungsschema dargestellt werden (Fig. 45).

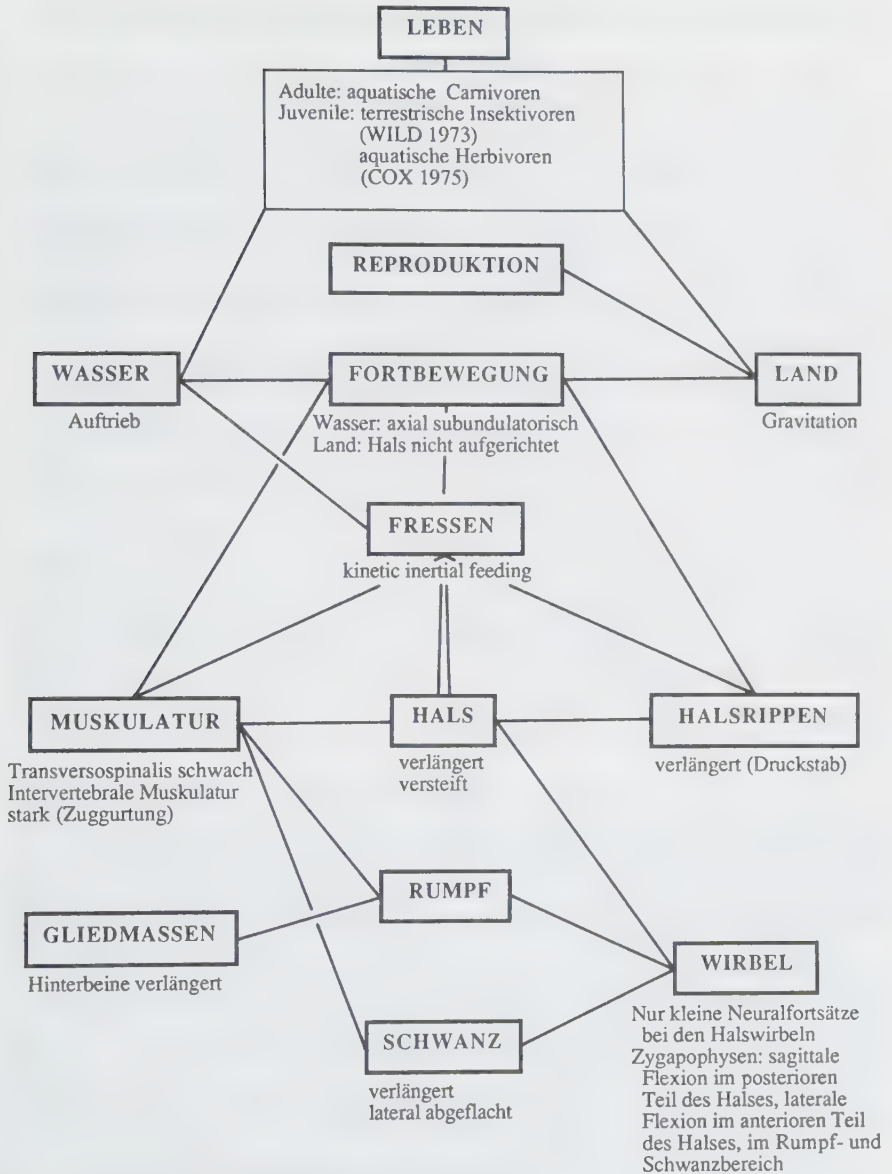


Fig. 45 : Beziehungen Struktur - Ökologie

M. Allometrisches Wachstum der Halswirbelsäule von *Tanystropheus longobardicus*

Damit die Wachstumsallometrien (ontogenetische Allometrie nach GOULD 1966) der einzelnen Halswirbel sowie der gesamten Halswirbelsäule von *Tanystropheus* dargestellt werden konnten, musste ein Standardmass als Bezugseinheit für die absolute Körpergrösse der einzelnen Individuen gewählt werden. WILD (1973) verwendete bei seinen allometrischen Untersuchungen die Gesamtlänge der prä- caudalen Rumpfwirbelsäule als Standard. Infolge der oftmals unvollständigen Erhaltung der Fossilien ist die Länge der Wirbelsäule jedoch meist nur näherungsweise zu bestimmen. Aus diesem Grunde wurde ein anderes, genaueres Längenmass gesucht, das als Standardmass für die absolute Körpergrösse verwendet werden konnte.

Das von ROMER & PRICE (1940) in ihrer Arbeit verwendete Standardmass r (= halber Durchmesser eines Wirbelzentrums), eignet sich nur sehr schlecht als Bezugsmass, da die erhaltenen Wirbelzentra meist seitlich verdrückt sind oder deren Durchmesser gar nicht bestimmt werden kann. Auf die Anwendung von r als Bezugsmass ist auch aus methodologischen Gründen zu verzichten (CURRIE 1978).

In Anlehnung an die Arbeit von CURRIE & CARROLL (1984) wurde deshalb für die Untersuchungen des allometrischen Wachstums bei *Tanystropheus* die Länge des Wirbelzentrums eines Dorsalwirbels als Standardmass für die absolute Körpergrösse bestimmt. Im speziellen wurde jeweils der hinterste Präsacralwirbel vermessen. Dieser Wirbel ist bei allen untersuchten Individuen leicht zu identifizieren und meist gut erhalten. Anhand der Regressionsanalyse der Beziehung - Wirbellänge des hintersten Präsacralwirbels zu Wirbellänge eines mittleren Dorsalwirbels - konnte gezeigt werden, dass der hinterste Präsacralwirbel, in Bezug zu den mittleren Dorsalwirbeln, isometrisch wächst (Tab.9; Fig. 46). Der hinterste Präsacralwirbel darf deshalb ohne Einschränkungen als Standardmass für die absolute Körpergrösse von *Tanystropheus* verwendet werden.

Tab. 9 : Regressionsanalyse der Halswirbel von *Tanystropheus longobardicus*

Wirbel	Regressions- koeffizient b	Standardfehler S _y von b	Signifikanz von b; H ₀ (b=1)	Regressionsgerade log y = log a + b log x
Halsw. 2	1.32	+/- 0.03	abgelehnt, P=0.01	Y = -0.15 + 1.32 X
Halsw. 3	1.27	+/- 0.08	abgelehnt, P=0.05	Y = 0.31 + 1.27 X
Halsw. 4	1.25	+/- 0.07	abgelehnt, P=0.05	Y = 0.44 + 1.25 X
Halsw. 5	1.27	+/- 0.06	abgelehnt, P=0.05	Y = 0.43 + 1.27 X
Halsw. 6	1.34	+/- 0.06	abgelehnt, P=0.02	Y = 0.34 + 1.34 X
Halsw. 7	1.28	+/- 0.11	abgelehnt, P=0.01	Y = 0.43 + 1.28 X
Halsw. 8	1.22	+/- 0.05	abgelehnt, P=0.01	Y = 0.56 + 1.22 X
Halsw. 9	1.06	+/- 0.03	nicht abgelehnt	Y = 0.80 + 1.06 X
Halsw. 10	1.10	+/- 0.03	abgelehnt, P=0.10	Y = 0.73 + 1.10 X
Halsw. 11	1.21	+/- 0.10	abgelehnt, P=0.10	Y = 0.44 + 1.21 X
Halsw. 12	1.22	+/- 0.15	nicht abgelehnt	Y = 0.06 + 1.22 X
mittl. TW	1.02	+/- 0.11	nicht abgelehnt	Y = 0.11 + 1.02 X
Hals Total	1.21	+/- 0.03	abgelehnt, P=0.01	Y = 1.50 + 1.21 X

Die log-transformierten Längenmasse der Halswirbel können in einen linearen Bezug zu den log-transformierten Längen der Standardwirbel gesetzt werden. Es ergeben sich sehr gute Korrelationen mit Bestimmtheitsmassen von 98% und mehr, d. h. die Messwerte werden durch eine Gerade genügend gut dargestellt.

Die Gleichung der Regressionsgeraden ($\log y = \log a + b \cdot \log x$) entspricht einer bei Wachstumsallometrien üblicherweise verwendeten logarithmierten Potenzfunktion ($Y = a \cdot X^b$) (WEBER 1972, RENNER 1981). Der Regressionskoeffizient b ist bei allen untersuchten Regressionsgeraden der Halswirbel grösser als 1.0. Das Wachstum der Halswirbel erfolgt demzufolge positiv allometrisch.

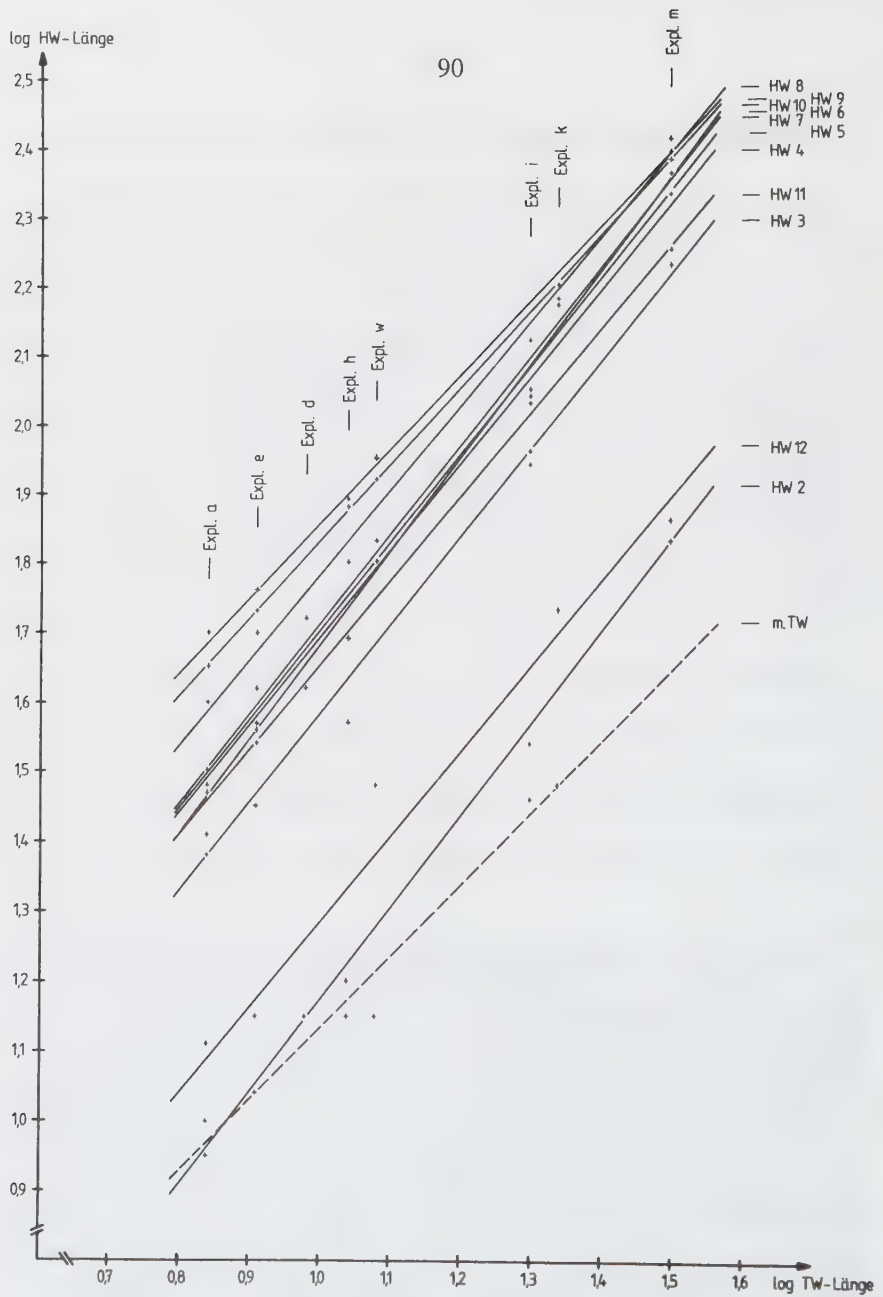


Fig.46: Regressionsgeraden der Halswirbel von *Tanystropheus longobardicus*

Mit der Prüfung der Regressionskoeffizienten auf Isometrie (H_0 ; $b = 1.0$) konnte gezeigt werden, dass die positive Abweichung von 1.0 der Allometrie-koeffizienten in den meisten Fällen signifikant ist. Das positiv allometrische Wachstum der Halswirbel ist somit statistisch gesichert (Tab. 9).

Aus der graphischen Darstellung der Regressionsgeraden kann entnommen werden, dass die Geraden der einzelnen Halswirbel nahezu parallel zueinander verlaufen (Fig. 46). Diese Aussage bedarf einer statistischen Überprüfung. Deren Resultat besagt, dass alle Geraden einer Grundgesamtheit entstammen, demzufolge statistisch als Parallelen betrachtet werden dürfen. Eine Ausnahme hierin bildet die Regressionsgerade des neunten Halswirbels.

Unterschiede zwischen den Regressionsgeraden zeigen sich nur in ihren Abständen zur Abszisse, oder anders ausgedrückt, in den Werten des Parameters a . Die unterschiedlichen a -Werte basieren auf Proportionsunterschieden der Halswirbel bei Beginn des Grössenwachstums (GOULD 1966). Das Wachstum aller Halswirbel von *Tanystropheus* erfolgte demzufolge mit demselben Wachstums-koeffizienten b , jedoch ausgehend von unterschiedlichen Anfangslängen. Bei absoluter Grössenzunahme der Tiere wird das Wachstum der hinteren Halswirbel nicht zusätzlich beschleunigt, wie dies aufgrund der absoluten Längenmasse der Halswirbel angenommen werden könnte (Fig. 47).

Die Längen der fehlenden Halswirbel wurden aus den Regressionsgeraden der einzelnen Wirbel berechnet. Die Totallängen der Halswirbelsäulen ergaben sich aus den Summen der einzelnen, z.T. berechneten Halswirbellängen. Die Gesamtlängen wurden ebenfalls einer Regressionsanalyse unterzogen. Der Regressionskoeffizient der Gesamtlängen ist erwartungsgemäss grösser als 1.0 ($b = 1.21 \pm 0.03$), das Wachstum der Halswirbelsäule klar positiv allometrisch. Der Standardfehler dürfte in Wirklichkeit etwas grösser sein als berechnet, da die Fehler der berechneten Wirbellängen in der Regressionsanalyse nicht berücksichtigt wurden.

Die Korrelationsanalyse zeigt, dass ein linearer Zusammenhang zwischen log-transformierten Längenmassen der Halswirbelsäule und den log-transformierten Längenmassen der Standardwirbel besteht. Während dem Grössenwachstum kommt es zu keiner Veränderung des Allometrikoeffizienten, auch nicht infolge erreichter Geschlechtsreife der Tiere, wie dies von WILD (1973) postuliert wurde.

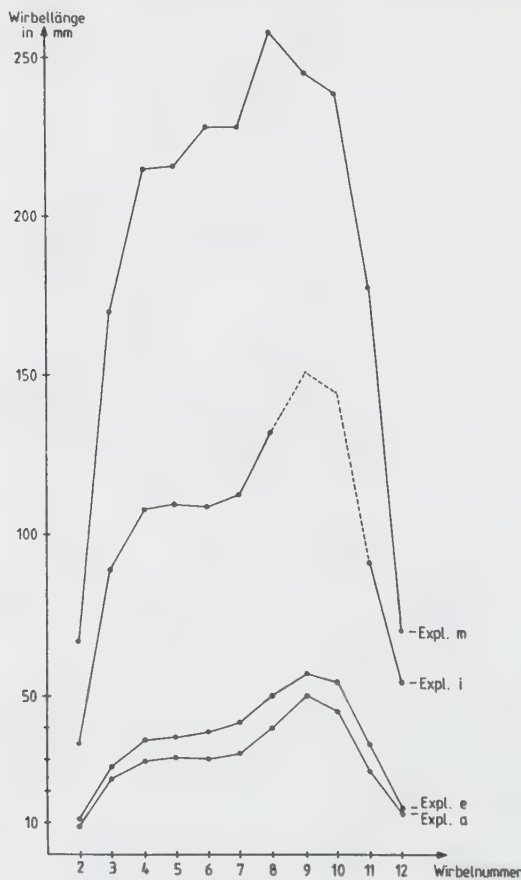


Fig. 47 : Absolute Längenmasse der Halswirbel von *Tanystropheus longobardicus*
(umgezeichnet nach WILD 1973)

Die extreme Länge der Halswirbelsäule ausgewachsener Exemplare von *Tanystropheus* ist einzig dadurch begründet, dass der Allometriefaktor während des gesamten Grössenwachstums beibehalten wird, und die Tiere ganz allgemein sehr gross werden. Aus den Wachstumskoeffizienten sind keine Hinweise auf einen adaptiv bedingten Milieuwechsel der geschlechtsreifen Individuen abzuleiten.

Vergleich mit *Macrocnemus bassanii* NOPCSA

Die Halswirbel von *Macrocnemus*, einem weiteren Vertreter der Prolacertiformes, sind ebenfalls verlängert, wenn auch nicht in so extremer Weise. Um die Verlängerungsmodi miteinander vergleichen zu können und eventuell vorhandene phylogenetische Tendenzen in der Verlängerung der Halswirbelsäule aufzudecken, wurden die Halswirbellängen von *Macrocnemus* ebenfalls einer Regressionsanalyse unterworfen.

Von *Macrocnemus* sind nur wenige komplette Skelette aus der Grenzbitumenzone des Monte San Giorgio bekannt geworden. Aus diesem Grunde ist von vornherein damit zu rechnen, dass die statistische Sicherheit, im Vergleich mit *Tanystropheus*, geringer sein wird.

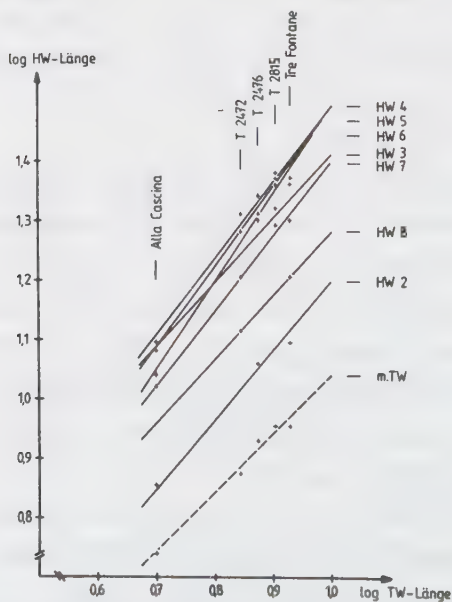
Aus der graphischen Darstellung der Regressionsgeraden (Fig. 48) ist ersichtlich, dass die Geraden der einzelnen Halswirbel parallel zueinander verlaufen. Die Parallelität der Geraden ist statistisch nur schwach gesichert (Tab. 10).

Der Allometrikoeffizient für die Regressionsgerade der Gesamtlänge der Halswirbelsäule ist bei *Macrocnemus bassanii* ($b = 1.31 \pm 0.10$) etwas grösser im Vergleich mit demjenigen von *Tanystropheus longobardicus* ($b = 1.21 \pm 0.03$) (Tab. 9, 10). Das Wachstum der Halswirbelsäule von *Macrocnemus* erfolgt demzufolge etwas stärker positiv allometrisch.

Bei stark positiv allometrischem Wachstum können Formveränderungen zu Grössenlimitierung führen, das heisst, es können infolge reinen Grössenwachstums adaptiv unmögliche Formen entstehen (GOULD 1966). Als Ausweg aus diesem Dilemma bieten sich die folgenden zwei Möglichkeiten an:

Tab. 10 : Regressionsanalyse der Halswirbel von *Macrocnemus bassanii*

Wirbel	Regressions- koeffizient b	Standardfehler S _y von b	Signifikanz von b; H ₀ (b=1)	Regressionsgerade log y = log a + b log x
Halsw. 2	1.18	+/- 0.13	nicht abgelehnt	Y = 0.02 + 1.18 X
Halsw. 3	1.08	+/- 0.20	nicht abgelehnt	Y = 0.33 + 1.08 X
Halsw. 4	1.27	+/- 0.15	nicht abgelehnt	Y = 0.22 + 1.27 X
Halsw. 5	1.34	+/- 0.14	abgelehnt, P=0.10	Y = 0.15 + 1.34 X
Halsw. 6	1.46	+/- 0.11	abgelehnt, P=0.05	Y = 0.03 + 1.46 X
Halsw. 7	1.26	+/- 0.06	abgelehnt, P=0.10	Y = 0.14 + 1.26 X
Halsw. 8	1.07	-	-	Y = 0.21 + 1.07 X
mittl. TW	0.99	+/- 0.08	nicht abgelehnt	Y = 0.05 + 0.99 X
Hals Total	1.31	+/- 0.10	abgelehnt, P=0.10	Y = 0.95 + 1.31 X

Fig. 48 : *Macrocnemus bassanii*; Regressionsgeraden der Halswirbel

- Verringerung der Allometrikoeffizienten b
- Verkleinerung des Parameters a der Regressionsgleichung, d.h. kleinere Ausgangsgrössen.

Der, verglichen mit *Tanystropheus*, grössere Allometrikoeffizient b von *Macrocnemus* kann im Sinne dieser zwei Lösungswege diskutiert werden. Bei *Tanystropheus* würde unter Beibehaltung eines grossen Allometriefaktors von 1.31 (entsprechend *Macrocnemus*) die Halswirbelsäule in viel stärkerem Masse verlängert, so dass eventuell eine adaptiv unmögliche Form resultieren würde. Eine Verringerung des Allometrikoeffizienten beim grosswüchsigen *Tanystropheus*, im Vergleich mit dem kleinwüchsigen *Macrocnemus*, erscheint deshalb durchaus plausibel. Beim statistischen Vergleich der beiden Allometrikoeffizienten der Halswirbelsäulen ($H_0: b_M = b_T$) zeigt sich, dass diese sich nicht signifikant voneinander unterscheiden, die Geraden demzufolge als Parallelen betrachtet werden können. Das ontogenetische Wachstum der Halswirbelsäulen verläuft bei *Tanystropheus longobardicus* und *Macrocnemus bassanii* prinzipiell gleich, d.h. mit demselben Wachstumskoeffizienten. Die trotzdem vorhandenen Proportionsunterschiede der Halswirbelsäulen bestehen aus folgenden Gründen:

- Die Halswirbel von *Tanystropheus* sind zu Beginn des Grössenwachstums relativ länger, verglichen mit den Halswirbeln von *Macrocnemus*. Den Proportionsunterschieden entsprechen unterschiedliche a -Werte (Tab. 9, 10).
- Die Adulttiere von *Tanystropheus* werden, absolut gesehen, sehr viel grösser als die Adulttiere von *Macrocnemus*. Jungtiere von *Tanystropheus* zeigen eine Halswirbelsäule, die in etwa gleich lang ist wie diejenige ausgewachsener Individuen von *Macrocnemus*. Bei gleicher Grösse der ausgewachsenen Individuen würde *Macrocnemus* eine gleichermassen extrem verlängerte Halswirbelsäule aufweisen wie *Tanystropheus*.

- *Tanystropheus longobardicus* besitzt zwölf Halswirbel, *Macrocnemus bassanii* hingegen nur deren acht (BENTON 1985), die aufgrund der Ausbildung der Neuralfortsätze sowie der Halsrippen abgegrenzt werden können. Die von PEYER (1937), KUHN-SCHNYDER (1962) und WILD (1973) angeführte Zahl von sieben Halswirbeln für *Macrocnemus bassanii* ist unzutreffend, wie die Analyse der Halswirbelsäulen zweier unvollständig beschriebener, gut erhaltener Funde aus der Grenzbitumenzone des Monte San Giorgio zeigt.

Nach Wild (1973) entsprechen die hintersten Halswirbel von *Tanystropheus longobardicus* den vordersten Dorsalwirbeln der Vorläuferform. Ein evolutiver Trend zur Integration von Dorsalwirbeln in die Halswirbelsäule sowie deren Umwandlung zu Halswirbeln wird auf diese Weise postuliert. Falls diese Integration tatsächlich stattgefunden hat und die einzige Ursache der zusätzlichen Verlängerung der Halswirbelsäule bildet, müsste die Regressionsgerade der Halswirbelsäule von *Tanystropheus* (nur acht Halswirbel) mit der Regressionsgeraden des hypothetischen Vorläufers zusammenfallen. Unter der Annahme, dass *Macrocnemus* in der Verlängerung der Halswirbelsäule mit dem hypothetischen Vorläufer von *Tanystropheus* übereinstimmt, sollte dessen Regressionsgerade mit derjenigen von *Tanystropheus* zusammenfallen. *Tanystropheus* wäre dann, in Bezug auf die Verlängerung der Halswirbelsäule, nur ein sehr grosswüchsiger *Macrocnemus* mit zusätzlichen Halswirbeln. Wie der graphischen Darstellung (Fig. 49) entnommen werden kann, fallen die beiden Regressionsgeraden nicht zusammen, eine deutliche Annäherung der beiden ist jedoch festzustellen.

Somit basiert die im Vergleich mit *Macrocnemus* stärkere Verlängerung der Halswirbelsäule bei *Tanystropheus* auf einer Zunahme der Anzahl Halswirbel einerseits und auf der absoluten Grösse von *Tanystropheus* andererseits. Eine evolutiv bedingte Veränderung des Allometrieparameters ist feststellbar (Unterschiede in den a-Werten), hat aber im Vergleich mit den anderen Faktoren geringe Auswirkungen auf die Verlängerung der Halswirbelsäule.

Tanystropheus meridensis WILD (1980b), aus den Meridekalken (Ladin) des Monte San Giorgio, konnte leider nicht in die statistische Analyse miteinbezogen werden. Die vorderen Halswirbel sind zwar sehr gut erhalten, aber die zur Analyse notwendigen Dorsalwirbel fehlen. Die Halswirbel scheinen jedoch insgesamt etwas stärker verlängert zu sein, verglichen mit den Halswirbeln von *Tanystropheus longobardicus*.

Mit den Funden von *Tanystropheus antiquus* HUENE verhält es sich ähnlich. Aus dem Muschelkalk sind nur Funde einzelner Wirbel bekannt geworden. Bei dem bis jetzt einzigen, artikulierten Fund aus dem Buntsandstein ist nur der vordere Abschnitt der Halswirbelsäule erhalten (WILD 1980a), so dass kein gesicherter Vergleich der Wachstumsparameter mit denjenigen von *Tanystropheus longobardicus* möglich ist. Dies wäre allerdings sehr interessant, könnten doch daraus genauere Aussagen in Bezug auf evolutive Veränderungen in der Verlängerung der Halswirbelsäule resultieren.

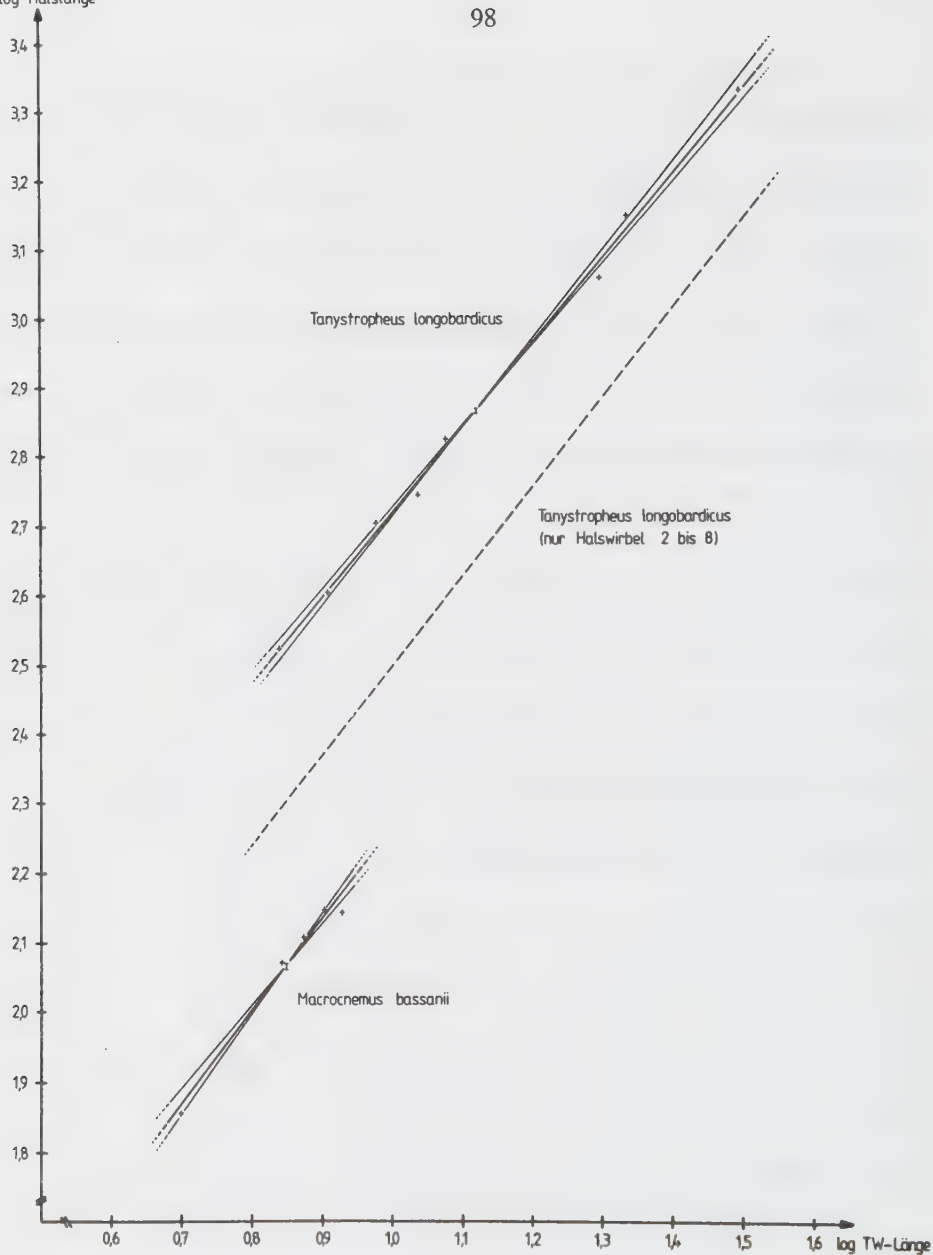


Fig. 49: Regressionsgeraden der Gesamtlängen der Halswirbelsäule

Tab. 11: *Tanystropheus longobardicus* : absolute Längenmasse der Wirbel in mm

Expl.	Halswirbel											Thorakalwirbel mittl. hinterst.	Totallänge
	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII		
a	9	24	29.5	30.5	ca.30	ca.32	ca.40	50	45	26	ca.13	10	7
e	ca.11	28	36	ca.37	37.5	ca.42	50	57	54	34.5	ca.14	11	8*
d	14	41.5	52	52	(44.5)	(48)	(56)	(69)	(64.5)	(42)	(18)	ca.13	9.5*
h	(16.5)	37	(56)	(56)	50	(54)	ca.64	77	75	49	16	ca.14	ca.11
w	(18)	(49)	(63)	(63)	(61.5)	62	67	83	90	67	30	ca.14	12
i	35	89	108	110	109	113	132	(151)	(144.5)	91	(45)	29	20
k	(41.5)	(102)	(135)	147	ca.147	150	ca.160	(166)	(158.5)	(115)	(54)	30	22
m	67	170	ca.215	216	228	228	258	245	238	177	ca.70	43.5*	32
													2112

ca. : Messungen sind interpoliert da Wirbel z.T. unvollständig

() : Aus den Regressionsgeraden berechnete Schätzwerte

* : Aus dem Regressionsgeraden der mittl.Thorakalwirbel berechnete Schätzwerte

Tab. 12: *Macrocnemus bassani* : absolute Längenmasse der Wirbel in mm

Exemplar	Halswirbel								Thorakalwirbel mittl. hinterst.	Totallänge
	II	III	IV	V	VI	VII	VIII			
Alla Cascina (PEYER)	7	12	12.5	12	11	10.5	(7)	5.5	5	72
T 2472 (KUHN-SCHNYDER)	(10.5)	(17.5)	20.5	20.5	19	16	13	7.5	7	117
T 2476 (PEYER)	11.5	20.5	(21.5)	ca.22	ca.20	(17.5)	(14)	8.5	ca.7.5	127
T 2815	ca.13	21	ca.24	23.5	ca.23	ca.19.5	(15)	9	8	139
Cava Tre Fontane	12.5	20	23.5	23.5	23	20	16	9	ca.8.5	138.5

ca. : Messungen sind interpoliert da Wirbel z.T. unvollständig

() : Aus den Regressionsgeraden berechnete Schätzwerte

N. Zusammenfassung

Die Anatomie der Halsmuskulatur sowie deren Ansatzstellen an den Halswirbeln und am Schädel wurden bei *Iguana iguana* untersucht und mit anderen rezenten Echten verglichen. Die Halsmuskulatur der untersuchten Formen zeigt nur geringfügige Unterschiede in ihrer Ausbildung. Dies gilt auch für *Varanus*, trotz seiner leicht verlängerten Halswirbelsäule. Die Halsmuskulatur übernimmt Aufgaben in zwei unterschiedlichen funktionellen Bereichen; einerseits bei der Flexion und Rotation des Schädels und der Halswirbelsäule, andererseits bei der Versteifung der Halswirbelsäule.

Im zweiten Teil der Arbeit wurde die Funktion der extrem verlängerten Halswirbelsäule von *Tanystropheus longobardicus* (BASSANI), einem Vertreter der Prolacertiformes, untersucht. Durch Vergleich mit rezenten Echten kann die Halsmuskulatur von *Tanystropheus* zum Teil rekonstruiert werden. Diese kann nur schwach entwickelt gewesen sein, da die Neuralfortsätze an den Halswirbeln von *Tanystropheus* reduziert sind.

Bei der funktionellen Analyse der Halswirbelsäule kamen baustatische Konzepte zur Anwendung. Die Anordnung der verlängerten Halsrippen zu eigentlichen Rippenbündeln hatten eine Versteifung der Halswirbelsäule zur Folge. Dies verunmöglichte eine S-förmige, aufgerichtete Stellung der Halswirbelsäule, war aber vorteilhaft bei einer aquatischen Lebensweise von *Tanystropheus* und ermöglichte diesem eventuell die Anwendung von "kinetic inertial feeding".

Das ontogenetische Wachstum der Halswirbel von *Tanystropheus longobardicus* wurde statistisch untersucht und mit demjenigen des nahe verwandten *Macrocnemus bassanii* NOPCSA verglichen. Bei beiden Gattungen sind keine ontogenetischen Veränderungen im Wachstums-koeffizienten (b) zu beobachten. Der Allometrikoeffizient (b) der Halswirbelsäule von *Tanystropheus* ist etwas kleiner im Vergleich mit *Macrocnemus*, was mit dem absoluten Grössenwachstum der beiden Gattungen in Verbindung gebracht werden kann. Aufgrund der onto-

genetischen Wachstumsparameter der Halswirbelsäule kann *Tanystropheus* als ein *Macrocnemus* mit sehr stark verlängerter Wachstumsphase gedeutet werden.

Abstract

The anatomy of the cervical musculature and vertebrae of *Iguana iguana* was studied and compared to other recent Lepidosaur. Only a few differences exist among the investigated Lepidosaur. This also holds true for *Varanus*, despite its somewhat elongated neck. The functional aspects of the cervical musculature, i. e. the flexion and rotation of head and neck, and the stiffening of the cervical vertebral column, are discussed.

By analogy, part of the cervical musculature of the prolacertilian *Tanystropheus longobardicus* (BASSANI) can be reconstructed based on the form of the attachment areas. The reduced neural spines show that the cervical muscles, with exception of the intervertebral muscles, could have been only moderately developed.

Architectonical concepts were employed for the functional analysis of the cervical vertebral column. The arrangement and length of the cervical ribs would have resulted in a stiffened neck which would have been advantageous for an aquatic mode of life of *Tanystropheus* and would have facilitated kinetic inertial feeding.

The ontogenetic development of the cervical vertebrae of *Tanystropheus longobardicus* was analyzed statistically and compared with the closely related *Macrocnemus bassanii* NOPCSA. In both genera, no evidence was found for ontogenetic change of the allometric growth factor (b). However, in *Tanystropheus*, it is smaller in comparison with *Macrocnemus*. This can be explained by the great difference in adult size of the two genera.

O. Literatur

- Auffenberg, W. 1961. Additional remarks on the evolution of trunk musculature in snakes. *Am.Midl.Naturalist* 65: 1-16.
- 1962. A review of the trunk musculature of the limbless land vertebrates. *Am.Zool.* 2: 183-190.
- Benton, M.J. 1984. The relationships and early evolution of the Diapsida. *Symp.zool.Soc.Lond.* 52: 575-596.
- 1985. Classification and phylogeny of the diapsid reptiles. *Zool.J. Linn.Soc.* 84: 97-164.
- Blight, A.R. 1977. The muscular control of vertebrate swimming movements. *Biol.Rev.* 52: 181-218.
- Böhm, P. 1970. Über die Länge und Ausrichtung von Dornfortsätzen bei quadrupeden Säugern. Dissertation, Frankfurt/Main.
- Braun, J. & Reif, W.E. 1982. A new terminology of aquatic propulsion in vertebrates. *N.Jb.Geol.Paläont. Abh.* 164: 162-167.
- 1985. A survey of aquatic locomotion in fishes and tetrapods. *N.Jb. Geol.Paläont. Abh.* 169: 307-332.
- Byerly, T.C. 1925. The myology of *Sphenodon punctatum*. Univ.Iowa, Studies 11(6): 1-50.
- Cox, B. 1975. The longest-necked lizard? *Nature* 254: 654-655.
- Currie, P.J. 1978. The orthometric linear unit. *J.Paleont.* 52 (5): 964-971.
- Currie, P.J. & Carroll, R.L. 1984. Ontogenetic changes in the eosuchian reptile *Thadeosaurus*. *J.Vertebr.Paleont.* 4 (1): 68-84.
- Döderlein, L. 1929. Über Rhamphorhynchus und sein Schwanzsegel. *S.Ber.Bayr. Akad.Wiss., math.-nat.Abt.* 1929: 1-46.
- Dombrowsky, B. 1930. Ein Versuch der Klassifikation der Brust- und Bauchmuskeln der Amnioten. *Anat.Anz.* 70: 416-436. (1930a).

- Dombrowsky, B. 1930. Zur Phylotektonik der respiratorischen Muskulatur der Reptilien und Säugetiere. *Zeitschr.Anat.Entwicklungsgesch.* 93: 355-369. (1930b)
- Eibl-Eibesfeldt, I. 1962. Neue Unterarten der Meerechse, *Amblyrhynchus cristatus*, nebst weiteren Angaben zur Biologie der Art. *Senck.biol.* 43 (3): 177-199.
- 1963. Meerechsen in Gefangenschaft. *Natur und Museum* 93: 410-414.
- Evans, F.G. 1939. The morphology and functional evolution of the atlas-axis complex from fish to mammals. *Ann.NewYork.Acad.Sciences* 39: 29-104
- Gall, J.C. 1971. Faunes et paysages du Grès à Voltzia du nord des Vosges. Essai paléoécologique sur le Buntsandstein supérieur. Thèse Univ. Strasbourg (1971).
- Gans, C. 1961. The feeding mechanism of snakes and its possible evolution. *Am.Zool.* 1: 217-227.
- 1969. Comments on inertial feeding. *Copeia* 1969 (4): 855-857.
- Gasc, J.P. 1967. Introduction à l'étude de la musculature axiale des Squamates serpentiformes. *Mém.Mus.Nat.Hist.Nat., Sér. A*; 48: 69-124.
- 1971. L'interprétation fonctionnelle de l'appareil musculo-squelettique de l'axe vertébral chez les serpents. Thèse Sci., Paris.
- 1981. Axial musculature.
In: Gans,C & Parsons,T.S., *Biology of the Reptilia*, 11: 355-435.
- Gould, S.J. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biol.Rev.* 41: 587-640.
- Guibé, J. 1970. La musculature.
In: Grassé,P.P. *Traité de Zoologie* (6.Ausgabe), Reptiles, 14 (2): 144-180.
- Hoffstetter, R. & Gasc, J.P. 1967. Vertebrae and ribs of modern reptiles.
In: Gans,C & Bellairs,A. & Parsons,T.S., *Biology of the Reptilia* 1: 201- 310.

- Hoffstetter, R. & Gasc, J.P. 1968. Observations sur le squelette cervical et spécialement sur les hypapophyses des sauriens varanoides actuels et fossiles. Bull.Mus. Nat.Hist.Nat., Sér.2; 39(6): 1028-1043.
- Kuhn-Schnyder, E. 1959. Hand und Fuss von *Tanystropheus longobardicus* (Bassani). Ecl.Geol.Helv. 52 (2): 921-941.
- 1962. Ein weiterer Schädel von *Macrocnemus bassanii* Nopcsa aus der anisischen Stufe der Trias des Monte San Giorgio (Kt. Tessin, Schweiz). Paläont.Zeitschr. (H.Schmidt-Festband): 110-133.
- Kummer, B. 1959. Biomechanik des Säugetierskeletts. 6 (2).
In: Handbuch der Zoologie, 8 (24): 1-80, Walter de Gruyter, Berlin
- 1975. Biomechanik fossiler und rezenter Wirbeltiere. Natur und Museum 105 (5): 156-167.
- Lindsey, C.C. 1978. Form, function and locomotory habits in fish.
In: Hoar, W.S. & Randall, D.J. (ed.), Fish physiology, VII: 1-100, Academic Press.
- Mader, D. 1983. Stratigraphische, paläogeographische und palökologische Signifikanz der Fossilien im mitteleuropäischen Buntsandstein. Ein Literaturbericht. Zbl.Geol.Paläont. Teil I; 1983 (9/10): 1165-1217.
- 1984. Palaeoecological evolution of the continental red beds of the Buntsandstein (Lower Triassic) in the mid-european basin.
In: Reif, W.E. & Westphal, F. (ed.). 1984. Third Symp. Mesoz. Terrestr. Ecosystems, Short Papers: 129-135. Tübingen. Attempto Verlag.
- Mivart, S.G. 1867. Notes on the myology of *Iguana tuberculata*. Proc.Zool.Soc. London 1867: 766-797.
- Mivart, S.G. 1870. On the myology of *Chamäleon parsonii*. Proc.Zool.Soc. London 1870: 850-890.
- Morita, S. 1912. Über die Ursachen der Richtung und Gestalt der thorakalen Dornfortsätze der Säugetierwirbelsäule. Anat.Anz. 42: 1-10.
- Morita, S. 1913. Über die Faktoren, welche die Richtung und Gestalt der Wirbeldornen bestimmen. Arch.Entw.-Mechanik 37: 159-182.

- Nachtigall, W. 1971. Biotechnik. UTB Quelle & Meyer.
- Nishi, S. 1916. Zur vergleichenden Anatomie der eigentlichen (genuinen) Rückenmuskulatur. *Morph.Jahrb.* 50: 167-318.
- Oelrich, T.M. 1956. The anatomy of the head of *Ctenosaura pectinata*. *Misc.Publ. Mus.Zool.Univ.Michigan* 94: 1-122.
- Olson, E.C. 1936. The dorsal axial musculature of certain primitive Permian Tetrapods. *J.Morph.* 59: 265-311.
- Ortlam, D. 1967. Fossile Böden als Leithorizonte für die Gliederung des Höheren Buntsandsteins im nördlichen Schwarzwald und südlichen Odenwald. *Geol.Jb.* 84: 485-590.
- 1974. Inhalt und Bedeutung fossiler Bodenkomplexe in Perm und Trias von Mitteleuropa. *Geol.Rundschau* 63: 850-884.
- Peyer, B. 1931. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. II. *Tanystropheus longobardicus* Bass.sp., *Abh.Schweiz.Paläont.Ges.* 50: 1-110.
- 1937. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XII. *Macrocnemus bassanii* Nopcsa, *Abh.Schweiz.Paläont.Ges.* 59: 1-140.
- Reif, W.E. 1981. Biophysik und Morphologie schneller Schwimmer. *Paläont. Kursbücher* 1: 233-259.
- Renner, E. 1981. Mathematisch-statistische Methoden in der praktischen Anwendung. 2.Auflage, Pareys Studentexte 31.
- Rieppel, O. 1979. A functional interpretation of the varanid dentition. *Gegenbaurs morph.Jahrb.* 125: 797-817.
- Romer, A.S. & Price, L.I. 1940. Review of the Pelycosauria. *Geol.Soc. America, Spec.Paper* 28: 1-538.
- Seymour, R.S. & Littywhite, H.B. 1976. Blood pressure in snakes from different habitats. *Nature* 264: 664-666.
- Seymour, R.S. 1982. Physiological adaptations to aquatic life.
In: Gans, C. & Pough, F.H., *Biology of the Reptilia* 13: 1-51.

- Siebenrock, F. 1894. Das Skelett der *Lacerta simonyi* Steind. und der Lacertenfamilie überhaupt.
S.Ber.kais.Akad.Wiss.Wien,math.-nat.Cl. 103: 205-292
- Slijper, E.J. 1946. Comparative biologic-anatomical investigations on the vertebral column and spinal musculature of mammals. Verh.Konink.
Nederl.Akad.Wetensch.,Afd.Natuurkunde, Sec.2; 42: 1-128.
- Smirnowsky, B.N. 1930. Zur Morphologie der respiratorischen Muskulatur der Lacertilien. Anat. Anz. 70: 58-77.
- Smith, K.K. 1984. The use of the tongue and Hyoid apparatus during feeding in lizards (*Ctenosaura similis* and *Tupinambis nigropunctatus*). J.Zool. 202: 115-143.
- Vallois, H.V. 1922. Les transformations de la musculature de l'épisme chez les vertébrés. Arch.Morph.gen.exp. 13: 1-538.
- Virchow, H. 1907. Die Wirbelsäule des Löwen, nach Form zusammengesetzt. S.Ber.Ges.naturforsch.Freunde Berlins 1907: 43-69.
- 1910. Über die Bewegungsmöglichkeiten an der Wirbelsäule von *Spheniscus*. S.Ber.Ges.naturforsch.Freunde Berlins 1910: 4-10. (1910a)
 - 1910. Die Wirbelsäule von *Ursus americanus* nach Form zusammengesetzt. S.Ber.Ges.naturforsch.Freunde Berlins 1910: 10-19. (1910b)
 - 1913. Wirbelsäule und Rotatoren der Bären. Arch.Anat.Physiol. 1913: 41-92.
 - 1914. Mechanik der Wirbelsäule des *Varanus varius*. Arch.Anat. Physiol. 1914 (2/3): 69-89. (1914a)
 - 1914. Über die Alligatorwirbelsäule. Arch.Anat.Physiol. 1914 (2/3): 103-142. (1914b)
 - 1915. Die Wirbelsäule des Strausses. Arch.Anat.Physiol. 1915: 213-244. (1915a)
 - 1915. Bewegungsmöglichkeiten der Wirbelsäule des Flamingo. Arch. Anat.Physiol. 1915: 245-254. (1915b)

- Weber, F. 1972. Grundriss der biologischen Statistik. 7. Auflage, Fischer Verlag.
- Wild, R. 1973. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XXIII. *Tanystropheus longobardicus* (Bassani), Neue Ergebnisse. Schweiz. Paläont. Abh. 95: 1-16.
- 1980. *Tanystropheus* and its importance for stratigraphy. Mém. Soc. géol. Fr., N.S. 139: 201-206. (1980a)
- 1980. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XXIV. Neue Funde von *Tanystropheus*. Schweiz. Paläont. Abh. 102: 1-43. (1980b)
- 1984. *Tanystropheus* aus dem Unteren Muschelkalk von Winterswijk, Holland. Grondboor en Hamer 5: 142-148.
- Williston, S.W. 1914. Water reptiles of the past and present. 1-251. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Zorn, H. 1971. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XXI. Paläontologische, stratigraphische und sedimentologische Untersuchungen des Salvatore-Dolomits. Schweiz. Paläont. Abh. 91: 1-90.

P. Legende zu den Bildtafeln

Tafel 1: *Tanystropheus longobardicus* (BASSANI),
T 2791 (Expl. a), x 0.6.

Tafel 2: linke Seite: *Tanystropheus longobardicus*
(BASSANI), T 2818 (Expl. m), x 0.085.

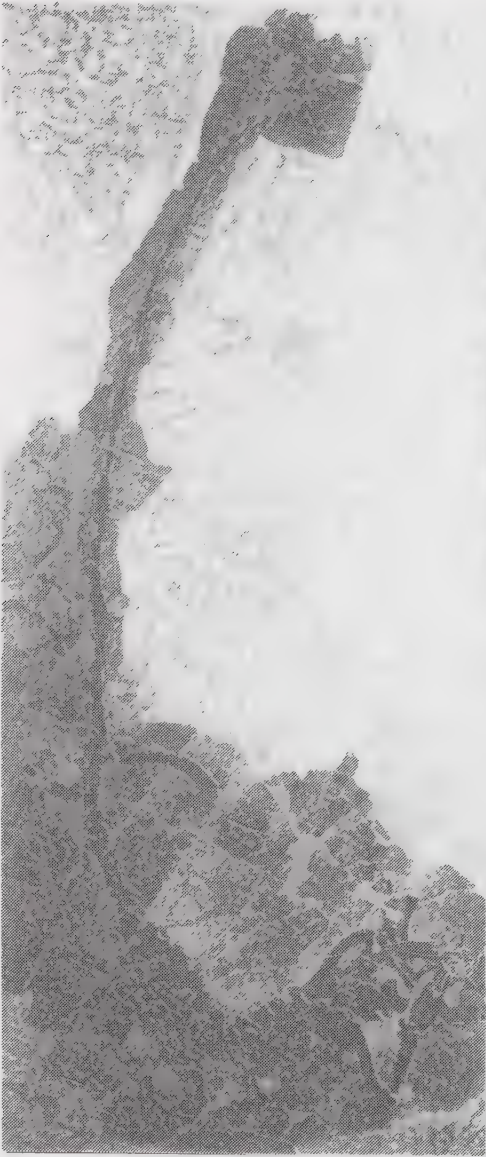
rechte Seite: *Tanystropheus longobardicus*
(BASSANI), T 2819 (Expl. q), x 0.175

Tafel 1



10 cm

Tafel 2



10 cm



10 cm

Curriculum vitae

Am 16. Dezember 1954 wurde ich, Karl Tschanz, als zweites Kind von Karl Tschanz und Helene Tschanz geb. Aenishänslin als Bürger von Röthenbach/BE in Zürich geboren. Von 1961 bis 1967 besuchte ich die Primarschule, von 1967 bis 1970 die Sekundarschule in Zürich. Von 1970 bis 1974 besuchte ich die Oberrealschule Rämibühl in Zürich, die ich mit der Matura Typus C abschloss. Vom Herbst 1974 an studierte ich an der Universität Zürich. Im Juni 1980 erwarb ich das Diplom als Naturwissenschaftler mit dem Hauptfach Zoologie und dem Nebenfach Paläontologie. Während des Studiums besuchte ich Vorlesungen bei den Dozenten G.Bächli, R.Bachofen, E.Batschelet, J.Biegert, M.Birnstiel, H.Briegel, E.Brun, H.Burla, P.S.Chen, P.Christen, C.Claude, C.D.K.Cook, A.Dübendorfer, C.H.Eugster, H.Fischer, G.Haas, H.R.Hohl, K.A.Hünemann, R.Humbel, E.Jungen-Hauschteck, J.Kägi, E.Kubli, E.Kuhn-Schnyder, H.Kummer, W.Kündig, H.Labhart, R.Nöthiger, H.R.Oswald, J.G.Ramsay, D.Rast, H.Rieber, O.Rieppel, P.Tardent, V.E.Trommsdorff, R.Trümpy, G.Wagnière, I.Walker, H.Wanner, R.Weohner, C.Weissmann, V.Ziswiler. Vom Oktober 1980 bis April 1981 war ich als Assistent am Zoologischen Museum der Universität Zürich tätig. Seit dem Mai 1981 bin ich am Paläontologischen Institut der Universität Zürich als Assistent angestellt und arbeite seit 1981 an der vorliegenden Dissertation unter der Leitung von Prof.Dr. H.Rieber.

